

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

“FUNCIÓN DE RÍOS TRIBUTARIOS EN LA DINAMICA DE LA VEGETACIÓN, EN SELVA BAJA DE MORELOS”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

DOCTOR EN CIENCIAS NATURALES

PRESENTA:

MARIA ALEJANDRA DE LEÓN IBARRA

ASESOR: VALENTINO SORANI DALBON

CO-ASESOR: ELISABET VERÓNICA WEHNCKE RODRIGUEZ

CUERNAVACA, MORELOS

DICIEMBRE 2019

Agradecimientos

A mis directores de tesis Dr. Valentino Sorani y Dra. Elisabet Wehncke por su apoyo y paciencia en la realización de este proyecto de investigación

A mis sinodales Dra. María Antonieta Gómez Balandra y Dr. Rolando Ramírez por su apoyo.

Al Dr. Néstor Mariano por su apoyo en la realización de este proyecto de investigación

A CONACYT por su apoyo económico

Al Laboratorio interdisciplinario de sistemas de información geográfica (LISIG) por su apoyo económico en salidas a campo y material para la realización de este proyecto de investigación.

Al CIByC por su apoyo económico en congresos y facilitación de instalaciones invernadero para poder llevar a cabo este proyecto de investigación.

Al herbario HUMO en especial a Gabriel Flores-Franco por el apoyo para la identificación de las especies de plantas.

A Goyo Rendón Alquicira por su apoyo en campo

A mis padres Elizabeth Ibarra y Humberto De León por todo su amor y apoyo para lograr este proyecto personal.

A mis sobrinos Arlen, Ernesto y Leonardo por su amor.

A mis amigas Lorena, Manti, Maritza y Karina muchas gracias por su inyección de serotonina.

Y finalmente a mi hermosa familia Arturo Godoy Simón y Emma Godoy De León, por todo, su paciencia, sus porras, su tiempo y todo lo que implica llevar a cabo un proyecto personal como este.

Índice

Contenido

Índice	2
<i>Introducción general</i>	5
Objetivo general.....	9
Objetivos particulares	9
Bibliografía	10
<i>Capítulo 1</i>	15
<i>Función ecológica de ríos intermitentes y efímeros sobre la biodiversidad: revisión bibliográfica</i>	15
Comparación entre tipos de ríos.....	18
Producción por años	19
Producción por continente	20
Grupos evaluados.....	21
Parámetros fisicoquímicos	22
Discusión y conclusión	23
Bibliografía	26
<i>Capítulo 2</i>	32
<i>Corredores riparios, tributarios al río Amacuzac: características físico-ambientales</i>	32
Introducción	32
Metodología	35
Pendiente	36
Nivel del río	37
Índice de efecto de forma para los sitios de estudio	37
Uso de suelo	38
Vegetación en pie.....	38
Muestreo de banco de semillas	38
Resultados	39
Sitio Apatlaco.....	39
Sitio Casahuatlán	43
Sitio Nexpa	47

Sitio Agua Salada	51
Sitio Río Seco	55
Sitio Zoofarí	59
Discusión y conclusiones	63
Bibliografía	65
<i>Physical environmental conditions determine ubiquitous spatial differentiation of standing plants and seedbanks in Neotropical riparian dry forests.</i>	70
Abstract	71
Resumen	72
Introduction	73
Methods	77
Study area	77
Experimental design	79
Characterization of environmental variables and factors	80
Data analysis	80
Statistical analyses	81
Effects of physical environmental variables on standing vegetation	81
Effects of physical environmental variables on soil seed banks	82
Results	83
Standing vegetation composition: trees and shrubs	83
Effects of physical environmental variables on standing vegetation	87
Woody and herbaceous soil seed bank composition	89
Effects of physical environmental variables on soil seed bank	93
Discussion	100
Effects of physical environmental variables on standing vegetation	101
Effects of physical environmental variables on soil seedbanks	103
Conclusions	110
Acknowledgments	112
References	113
<i>Conclusiones generales</i>	126

Introducción general

Las selvas bajas caducifolias por sí solas son ecosistemas de gran importancia ecológica, el territorio ocupado originalmente en México por las selvas bajas iba entre 8 y 14 % de la superficie del país (Trejo y Dirzo, 2000), estas selvas aportan el 40% de especies vegetales endémicas de México (Rzedowski, 1991), es el tipo de vegetación que da hogar a familias de importancia antropogénica y ecológica en el país como Fabaceae, Poaceae y Asteraceae (Arias, Dorado, y Maldonado, 2002).

Las selvas bajas son ambientes estacionales por naturaleza, regidos por la disponibilidad del agua a lo largo del año, lo que genera una gran heterogeneidad espacial y gran diversidad (CONANP, 2005).

Dicha estacionalidad genera un paisaje ripario muy particular, presentando ríos perennes, que presentan agua en toda la época del año variando considerablemente su caudal, la fuente de agua puede ser manantiales, ríos subterráneos o fuentes superficiales. Sin embargo, también son comunes los ríos intermitentes y efímeros, que llevan agua solamente en época de lluvias. Además es muy común que los ríos perennes en estos ambientes estacionales tengan tramos con flujos perennes y otros tramos con flujos intermitentes (Reyes Amaya, 2018; Stromberg et al., 2005).

Estos ríos están inmersos en un ecosistema ripario que funciona como un corredor de protección y establecimiento de diversos seres vivíos (Ceballos et al., 2010) la vegetación dentro de dichos corredores en ocasiones conformada por especies que pueden o no encontrarse dentro de la selva baja caducifolia, son influenciados por el agua y los nutrientes cercanos a ellas y ocasiona que los individuos de estos corredores sean de mayor tamaño y más frondosos que los encontrados en el interior de la selva aun cuando sean de la misma especie (De León-Ibarra y Valenzuela G., 2005).

Los ecosistemas riparios son de importancia fundamental porque en ellos se llevan a cabo una gran cantidad de procesos físicos, abióticos y bióticos (Nilsson y Svedmark, 2002) que proporcionan recursos importantes al resto de la selva. La vegetación de las zonas riparias en estos ambientes, se puede ver influenciada por características de los flujos de agua superficial: la estacionalidad o temporalidad de los flujos altos y bajos, la magnitud, la frecuencia y la duración con la que ocurren ciertos eventos, como también, por los flujos de

aguas subterráneas, las descargas de los manantiales (Stromberg et al., 2009) y por los procesos relacionados a las zonas de mezcla de agua superficial y subterránea, o zonas hiporreicas. Así como, por características físicas y geomorfológicas del terreno: tipos de suelo, estructura geológica, pendientes, extensión de las zonas de inundación entre otras (Stromberg et al., 2009).

Así mismo, las alteraciones y variabilidad de los flujos de agua de un río pueden afectar los patrones temporales de la dispersión de semillas, la composición de especies, y el reclutamiento potencial de plántulas (Esper-Reyes et al., 2018; Greet, Cousens, y Webb, 2012), el mantenimiento de la estructura y la composición de la comunidad de la vegetación riparia (Esper-Reyes et al., 2018; Greet, Angus Webb, y Cousens, 2011), y la integridad general del ecosistema (Poff et al., 1997).

Los flujos de agua subterránea y su interacción con los flujos de aguas superficiales pueden determinar que especies vegetales crecerán en un determinado lugar (Webb y Leake, 2006), debido principalmente al intercambio de elementos como el nitrógeno, oxígeno y carbono que se da por los microorganismos del suelo en las zonas hiporreicas (Storey, Williams, y Fulthorpe, 2004).

Estos corredores riparios están alimentados por ríos tributarios que pueden ser ríos intermitentes o efímero que a través de la historia han sido poco estudiados, porque son menos atractivos y se ha creído que en época de secas (nov-jun, para selvas bajas de México) no existe nada con vida en ellos; sin embargo estudios recientes han demostrado que los ríos tributarios son corredores de nutrientes y biodiversidad que enriquecen los ríos perennes de gran tamaño (Moya, Oberdorff, y Rosales, 2010; Reznickova, Pařil, y Zahrádková, 2007; Salinas y Casas, 2007), es por esto que resulta significativo conocer la dinámica de este tipo de ríos y ecosistemas ligados a ellos.

Uno de los principales problemas que sufre la vegetación riparia de los ríos principales y tributarios de las selvas bajas caducifolias es el cambio de uso de suelo, que a su vez provoca una gran variedad de efectos, dentro de los cuales se encuentran los cambios hidrológicos de una cuenca (Barrios et al., 2009); esto se evidencia en la disminución en la infiltración, un aumento en la escorrentía y consecuentemente, una disminución en el almacenamiento de agua en el suelo (Jaramillo, García-Oliva, y Martínez-Yrizar, 2010; Kiersch, 2002). La deforestación en las zonas riparias también provocan una disminución

en la amplitud del canal y un aumento en la velocidad de la corriente (Sweeney et al., 2004).

Todos estos fenómenos provocados por el cambio de uso de suelo afectan directamente el establecimiento y germinación de las semillas que se localizan en el suelo. Dado que las zonas deforestadas son erosionadas por el flujo del río, que aumenta su velocidad, debido a que no tiene vegetación a su alrededor que contribuya a disminuir la escorrentía superficial, esto ocasiona la erosión del suelo y junto con él, del banco de semillas.

Por ello, es importante considerar de manera efectiva la protección y recuperación de la vegetación riparia, ya que ayuda al establecimiento de nuevas plántulas, evita el arrastre del banco de semillas del suelo y favorece la deposición de nuevas semillas en el ambiente (Goodson, Gurnell, Angold, y Morrissey, 2001; Richter y Stromberg, 2005; Stromberg et al., 2005).

De igual manera es importante evaluar la dinámica de la vegetación riparia que depende del flujo de los ríos tributarios, ya que es probable que no sea igual, a la dinámica de la vegetación que se localiza lejos de los cuerpos de agua o en la matriz del sistema. La vegetación riparia y el banco de semillas en los ríos tributarios seguramente tiene una dinámica particular debido a su relación con las inundaciones de agua temporal. Estas inundaciones, juegan un papel importante en el arrastre y establecimiento de plántulas y semillas en las orillas de los ríos, que dependen de características geomorfológicas del terreno (Lite, Bagstad, & Stromberg, 2005)

El banco de semillas del suelo está definido como, el reservorio de semillas viables depositadas en el suelo superficial y profundo de los ecosistemas (Marañón, Zamora, y Pugnaire, 2000). La evaluación del banco de semillas del suelo de un sitio puede ayudar a responder preguntas sobre la dinámica de un sitio como: la dominancia, la acumulación, la diversidad, la germinación (Dostál, 2005; Du, Guo, Gao, y Ma, 2007; Greet, Angus Webb, y Cousens, 2011; Greet et al., 2012; Orrock, Levey, Danielson, y Damschen, 2006; Stromberg, Boudell, y Hazelton, 2008), estos parámetros sirven como herramientas para tomar decisiones sobre conservación y regeneración (Meli et al., 2014; Sánchez-pérez et al. 2011; Martínez Orea et al., 2013).

La dinámica del banco de semillas es bastante compleja en cualquier ecosistema porque depende de una gran cantidad de factores externos como la lluvia de semillas, la dispersión

natural de las semillas por diversos agentes (Kalisz y McPeck, 1993), la precipitación (Stromberg et al., 2009), el flujo de los ríos (Greet et al., 2011; Greet et al., 2013b; Holmes et al., 2008; Merritt et al., 2010) y por las actividades antropogénicas.

El banco de semillas en las zonas riparias pueden indicar, de qué manera, se llevan a cabo las interacciones ecológicas entre los factores que ahí confluyen, suelo, agua, topografía y todos los factores que estos implican (Goodson, Gurnell, Angold, y Morrissey, 2001).

Por lo tanto es de esperar que la composición del banco de semillas del suelo, y de los patrones de diversidad vegetal en los corredores de los ríos tributarios a un río perenne principal presenten: 1. algún tipo de relación con diversas medidas del cambio de uso de suelo, y nivel del flujo de estos ríos tributarios (Greet, Cousens, y Webb, 2013a), 2. que esta relación varíe según la topografía del terreno del corredor ripario.

La zona de estudio está situada al sur del estado de Morelos, México, donde el tipo de vegetación natural que predomina es la selva baja caducifolia. Como el resto de los ecosistemas naturales este tipo de vegetación ofrece una serie de servicios ecosistémicos a las poblaciones humanas como maderas duras aptas para la construcción y la leña (Ceballos et al., 2010; Maldonado, 1997) una gran cantidad de animales que sirven como fuentes de alimento, vestimenta, sustancias medicinales, herramientas, objetos rituales, símbolos, trofeos y mascotas (Naranjo, 2002). La selva baja caducifolia en el estado de Morelos, es el ecosistema en el cual los pobladores utilizan el mayor porcentaje de sus especies vegetales, en muchos casos, es superior a 60% (Ceballos et al., 2010; Maldonado, 1997).

En esta zona los suelos someros y la falta de agua, favorecen la agricultura de temporal y la ganadería que a la larga no es muy productiva. El cambio de uso de suelo en estas zonas disminuye la protección natural de los suelos someros que caracterizan a las selvas bajas, estos se protegen con la caída de las hojas cada año y al no tener esta protección la lluvia genera avenidas de mayor impacto a lo largo del corredor ripario, en la calidad del agua, erosión, escorrentía, cantidad de agua, e inundaciones (Ceballos et al., 2010).

En esta zona se encuentra el río Amacuzac localizado en la cuenca alta del Balsas es considerado como uno de los sitios con mayor modificación de sus patrones naturales a nivel nacional (Garrido-Pérez et al., 2010). La región hídrica del Balsas presenta una gran alteración en los bordes de sus ríos y un gran impacto en la integridad ecológica de sus cuencas (Garrido-Pérez et al., 2010). Esto quiere decir que presenta los valores más

elevados de fragmentación e impactos sobre los ríos, desviación y derivación de agua, baja calidad de agua, elevada cantidad de especies invasoras, elevada degradación del hábitat ripario, alta presencia y densidad de bancos de materiales, como también, una elevada extracción de agua subterránea, junto con una gran pérdida de vegetación natural en sus cuencas (Garrido-Pérez et al., 2010).

Por todo lo expuesto anteriormente el siguiente proyecto de investigación doctoral pretende evaluar y documentar la dinámica y función ecológica de los ríos intermitentes, efímeros y perennes que son tributarios al río Amacuzac, en base a diversas variables ambientales que pueden influir en el establecimiento de la vegetación riparia que ofrece una gran diversidad de servicios ambientales.

Así como ayudar a la generación de información que nos ayude a entender la dinámica de la vegetación en los ríos tributarios en una zona con un intenso cambio de uso de suelo que existe y que genera una gran alteración de la vegetación riparia natural a los bordes de ríos a los que se les ha dado una baja valoración a nivel nacional e internacional y por ello se plantearon los siguientes objetivos.

Objetivo general

Evaluar la función de los ríos tributarios al río Amacuzac en la dinámica de la vegetación de selva baja del estado de Morelos.

Objetivos particulares

1. Evaluar la función ecológica de los ríos intermitentes y efímeros en base a la información existente a la fecha.
2. Caracterizar aspectos físicos y ambientales los ríos tributarios intermitentes y perennes al río Amacuzac.
3. Evaluar el efecto de las variables físico-ambientales sobre la abundancia total de la vegetación en pie y el banco de semillas de árboles y herbáceas.

En el capítulo uno, se presenta una búsqueda y revisión de la información existente sobre funcionamiento e importancia ecológica en ríos intermitentes y efímeros, la búsqueda de los artículos trabajados se hizo en biblioteca de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos y revistas digitales disponibles, se encontraron 54 artículos que cumplían con estas

características, de los cuales se obtuvieron conclusiones alarmantes sobre la falta de información y sistematización de la información.

En el capítulo 2, se enfocó en cumplir con el segundo objetivo particular, para el cual se caracterizó cada uno de los sitios de trabajo de forma espacial (Sistemas de Información Geográfica) y en campo. Los datos tomados en campo de cada uno de los 6 sitios de trabajo fueron, nivel máximo del río, pendiente y la caracterización de la vegetación en pie. De forma espacial se obtuvieron el uso de suelo del área en la que se localizaron los polígonos de estudio y el índice de forma de cada uno de estos polígonos. Los resultados indican que los sitios son heterogéneos física y ambientalmente y esto puede influir en los resultados finos del estudio.

El capítulo 3 responde al tercer objetivo particular donde se realizaron los análisis finos del trabajo en base a la abundancia, diversidad, composición del banco de semillas en cada uno de los sitios; los resultados obtenidos nos confirman algunas conclusiones que se han reportado con anterioridad en la literatura del tema de estudio, como por ejemplo, que los sitios presentan una gran heterogeneidad y que esto influye en el establecimiento de la vegetación en pie y del banco de semillas. El nivel del río, la estacionalidad del flujo y el uso de suelo tienen un efecto relevante en la comunidad de las hierbas encontradas en el banco de semillas. Variables como la distancia a la que se localizan las especies de semillas desde el río tiene influencia solo para las hierbas del banco de semillas; sin embargo la pendiente tiene un efecto muy claro sobre la comunidad de la vegetación en pie y el banco de semillas en general.

A continuación se encuentran el desarrollo de cada uno de los capítulos trabajados para esta tesis doctoral.

Bibliografía

- Arias, D., Dorado, O., y Maldonado, B. (2002). Biodiversidad e importancia de la selva baja caducifolia: La reserva de la biosfera sierra de huautla. *Biodiversitas*, 45, 7–12.
- Barrios, J., Vandervaere, J., Descroix, L., Sánchez, I., González, G., y Chávez, E. (2009). Impacto del cambio de uso de suelo en la hidrodinámica superficial de una cuenca receptora de agua. *Reunión de La Red Temática Del Agua CONACYT*, 105–113.

- Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Creel, J. B., y Dirzo, R. (2010). Selva seca del pacífico de México. (G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury, & R. Dirzo, Eds.). México: CONABIO.
- CONANP-SEMARNAT. (2005). Programa de conservación y manejo reserva de la biosfera sierra de huautla (CONANP). México.
- De Leon-Ibarra, M. A., y Valenzuela G., D. (2005). Fenología de especies de plantas con frutos carnosos y disponibilidad espacial y temporal de este recurso en la reserva de la biosfera sierra de huautla: implicaciones para los vertebrados. Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Dostál, P. (2005). Effect of three mound-building ant species on the formation of soil seed bank in mountain grassland. *Flora*, 200(2), 148–158.
- Du, X., Guo, Q., Gao, X., & Ma, K. (2007). Seed rain, soil seed bank, seed loss and regeneration of *Castanopsis fargesii* (Fagaceae) in a subtropical evergreen broad-leaved forest. *Forest Ecology and Management*, 238(1–3), 212–219.
- Esper-Reyes, K. A., Mariano, N. A., Alcalá, R. E., Bonilla-Barbosa, J. R., Flores-Franco, G., & Wehncke, E. V. (2018). Seed dispersal by rivers in tropical dry forests: An overlooked process in tropical central Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 29(1), 62–73.
- Garrido-Pérez, A., Cuevas, M. L., Cotler, H., González, D. I., y Tharme, R. (2010). Evaluación del grado de alteración ecohidrológica de los ríos y corrientes superficiales de México. *Investigación Ambiental*, 2(1), 25–46.
- Goodson, J. M., Gurnell, A. M., Angold, P. G., & Morrissey, I. P. (2001). Riparian seed banks: structure, process and implications for riparian management. *Progress in Physical Geography*, 25(3), 301–325.
- Greet, J., Angus Webb, J., & Cousens, R. D. (2011). The importance of seasonal flow timing for riparian vegetation dynamics: A systematic review using causal criteria analysis. *Freshwater Biology*, 56(7), 1231–1247.
- Greet, J., Cousens, R. D., & Webb, J. A. (2012). Flow regulation affects temporal patterns of riverine plant seed dispersal: Potential implications for plant recruitment. *Freshwater Biology*, 57(12), 2568–2579.

- Greet, J., Cousens, R. D., & Webb, J. A. (2013a). Flow regulation is associated with riverine soil seed bank composition within an agricultural landscape: Potential implications for restoration. *Journal of Vegetation Science*, 24(1), 157–167.
- Greet, J., Cousens, R. D., & Webb, J. A. (2013b). Seasonal timing of inundation affects riparian plant growth and flowering: Implications for riparian vegetation composition. *Plant Ecology*, 214(1), 87–101.
- Holmes, P. M., Esler, K. J., Richardson, D. M., & Witkowski, E. T. F. (2008). Guidelines for improved management of riparian zones invaded by alien plants in South Africa. *South African Journal of Botany*, 74(3), 538–552.
- Jaramillo, V. J., García-Oliva, F., y Martínez-Yrizar, A. (2010). La selva seca y las perturbaciones antrópicas en un contexto funcional. In G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, C. J. Bezaury, & D. Rodolfo (Eds.), *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México* (pp. 235–250). México.
- Kalisz, S., & McPeck, M. a. (1993). Extinction dynamics, population growth and seed banks. *Oecologia*, 95(3), 314–320.
- Kiersch, B. (2002). Impactos del uso de la tierra sobre los recursos hídricos: una revisión bibliográfica. In *Relaciones tierra-agua en cuencas hidrograficas rurales* (FAO, pp. 37–48). Boletín de tierras y agua de la FAO.
- Lite, S. J., Bagstad, K. J., & Stromberg, J. C. (2005). Riparian plant species richness along lateral and longitudinal gradients of water stress and flood disturbance, San Pedro River, Arizona, USA. *Journal of Arid Environments*, 63(4), 785–813.
- MacDicken, K., Jonsson, Ö., Piña, L., Maulo, S., Contessa, V., Adikari, Y., & D'Annunzio, R. (2016). Evaluación de los recursos forestales mundiales 2015. ¿Cómo están cambiando los bosques del mundo? (FAO (Organ)).
- Maldonado, B. (1997). Aprovechamiento de los recursos florísticos en la Sierra de Huautla, Morelos. Facultad de Ciencias, U NA M. México.
- Marañón, T., Zamora, R., y Pugnaire, F. I. (2000). Ecología del banco de semillas y dinámica de comunidades mediterráneas. *Ecosistemas Mediterráneos. Análisis Funcional*.

- Martínez Orea, Y., Castillo-Argüero, S., Álvarez-Sánchez, J., Collazo-Ortega, M., y Zavala-Hurtado, A. (2013). Lluvia y banco de semillas como facilitadores de la regeneración natural en un bosque templado de la ciudad de México. *Interciencia*, 38(6), 400–409.
- Meli, P., Benayas, J. M. R., Balvanera, P., & Ramos, M. M. (2014). Restoration enhances wetland biodiversity and ecosystem service supply, but results are context-dependent: A meta-analysis. *PLoS ONE*, 9(4).
- Merritt, D. M., Scott, M. L., Leroy Poff, N., Auble, G. T., & Lytle, D. a. (2010). Theory, methods and tools for determining environmental flows for riparian vegetation: Riparian vegetation-flow response guilds. *Freshwater Biology*, 55(1), 206–225.
- Miranda, F. (1947). Estudio sobre la vegetación de México V. Rasgos de la vegetación de la Cuenca del Río Balsas, 8, 95–114.
- Moya, N., Oberdorff, T., y Rosales, C. (2010). Comparación de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos en ríos intermitentes y permanentes del altiplano boliviano: implicaciones para el futuro cambio climático. *Ecología Aplicada*, 8(2).
- Naranjo, E. (2002). Population ecology and conservation of ungulates in the Lacandon Forest, Mexico. University of Florida.
- Nilsson, C., & Svedmark, M. (2002). Basic principles and ecological consequences of changing water regimes: Riparian plant communities. *Environmental Management*, 30(4), 468–480.
- Orrock, J. L., Levey, D. J., Danielson, B. J., & Damschen, E. I. (2006). Seed predation, not seed dispersal, explains the landscape-level abundance of an early-successional plant. *Journal of Ecology*, 94(4), 838–845.
- Poff, N. L., Allan, J. D., Bain, M. B., Karr, J. R., Prestegard, K. L., Richter, B. D., ... Stromberg, J. C. (1997). The Natural Flow Regime: A paradigm for river conservation and restoration N. *BioScience*, 47(11), 769–784.
- Reyes Amaya, J. R. (2018). Dinámica del nitrógeno en un afluente del río Amacuzac. Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Reznickova, P., Pařil, P., & Zahrádková, S. (2007). The ecological effect of drought on the macroinvertebrate fauna of a small intermittent stream - An example from the Czech Republic. *International Review of Hydrobiology*, 92(4–5), 514–526.

- Richter, R., & Stromberg, J. C. (2005). Soil seed banks of two montane riparian areas: Implications for restoration. *Biodiversity and Conservation*, 14(4), 993–1016.
- Rzedowski, J. (1991). El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana*, 15, 47–64.
- Salinas, M. J., & Casas, J. J. (2007). Riparian vegetation of two semi-arid Mediterranean rivers: Basin-scale responses of woody and herbaceous plants to environmental gradients. *Wetlands*, 27(4), 831–845.
- Sánchez-pérez, B. R., Castillo-acosta, O., y Cámara-cabral, L. C. (2011). Regeneración natural de la selva alta perennifolia en el parque estatal agua blanca, macuspana, Tabasco, México Blanca Rebeca Sánchez-Pérez, Ofelia Castillo-Acosta y Luisa del Carmen Cámara-Cabral. *Polibotánica*, (32), 63–88.
- SEMARNAT. (2009). El medio ambiente en México.
- Storey, R. G., Williams, D. D., & Fulthorpe, R. R. (2004). Nitrogen processing in the hyporheic zone of a pastoral stream. *Biogeochemistry*, 69(3), 285–313.
- Stromberg, J. C., Bagstad, K. J., Leenhouts, J. M., Lite, S. J., & Makings, E. (2005). Effects of stream flow intermittency on riparian vegetation of a semiarid region river (San Pedro River, Arizona). *River Research and Applications*, 21(8), 925–938.
- Stromberg, J. C., Boudell, J. A., & Hazelton, A. F. (2008). Differences in seed mass between hydric and xeric plants influence seed bank dynamics in a dryland riparian ecosystem. *Functional Ecology*, 22(2), 205–212.
- Stromberg, J. C., Hazelton, A. F., & White, M. S. (2009). Plant species richness in ephemeral and perennial reaches of a dryland river. *Biodiversity and Conservation*, 18(3), 663–677.
- Stromberg, J. C., Hazelton, A. F., White, M. S., White, J. M., & Fischer, R. A. (2009). Ephemeral wetlands along a spatially intermittent river: Temporal patterns of vegetation development. *Wetlands*, 29(1), 330–342.
- Sweeney, B. W., Bott, T. L., Jackson, J. K., Kaplan, L. A., Newbold, J. D., Standley, L. J., ... Horwitz, R. J. (2004). Riparian deforestation, stream narrowing, and loss of stream ecosystem services. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(39), 14132–14137.

Trejo, I., & Dirzo, R. (2000). Deforestation of seasonally dry tropical forest: A national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, 94(2), 133–142.

Webb, R. H., & Leake, S. a. (2006). Ground-water surface-water interactions and long-term change in riverine riparian vegetation in the southwestern United States. *Journal of Hydrology*, 320(3–4), 302–323.

Capítulo 1

Función ecológica de ríos intermitentes y efímeros sobre la biodiversidad: revisión bibliográfica

Como ya se menciona con anterioridad la información sobre corredores riparios en selvas bajas caducifolias es escasa y sin embargo, es de mucha importancia porque dichos ecosistemas tienen gran importancia ecológica para la comunidad en la que se encuentran inmersos.

En el estado de Morelos la vegetación preponderante es la selva seca caducifolia, originalmente ocupaba el 57.3 % de la superficie del estado (Ceballos et al., 2010). Para 1973 se redujo al 27.9 %, y para 1989 al 22% (Trejo y Dirzo, 2000). En la actualidad según los datos del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI) serie V, la selva seca ocupa solamente el 9 % de la superficie del estado.

Las predicciones hechas para el estado de Morelos, bajo un escenario de cambio climático, sugieren que la precipitación disminuirá (Bolongaro et al., 2006), esto puede dar como resultado una mayor cantidad de ríos intermitentes y falta de agua proveniente de las precipitaciones (Brooks, 2009), es por ello importante conocer las funciones ecológicas que estos ríos ofrecen para los ecosistemas y la falta de información genera una atención especial (McDonough, Hosen, y Palmer, 2011).

Las partes secas de un río o los arroyos secos de una zona, almacenan una gran cantidad de nutrientes, flora y fauna durante la época seca (Steward, Von Schiller, Tockner, Marshall, y Bunn, 2012). Durante la reactivación del flujo estas zonas se conectan nuevamente, lo cual sirve como un corredor de comunicación para poblaciones animales y vegetales entre los sitios secos y húmedos (Steward et al., 2012).

Los ríos intermitentes o efímeros son en gran medida lugares donde se localizan plantas y animales endémicos que debido al estrés hídrico (falta de agua durante 5-8 meses al año), al que están sometidos presentan adaptaciones que les permiten soportar estas condiciones particulares (Robson, Chester, y Austin, 2011). Los arroyos intermitentes son además, considerados como oasis de vegetación más ricos que otros ecosistemas desérticos (Fossati, Pautou, y Peltier, 1999), por consiguiente esto atrae vertebrados pequeños y medianos (Mills y Retief, 1984) y a su vez estos pueden atraer a grandes depredadores de la zona (Geffen, Hefner, Macdonald, y Ucko, 1992).

Para algunos organismos los arroyos intermitentes son reservorios para estos en la época seca (Robson et al., 2011). Sin embargo la riqueza de especies no guarda un patrón para todos los arroyos intermitentes estudiados y esto parece estar determinado por factores como la temporalidad, la cercanía a refugios, y a lo impredecible del clima en general (Arscott, Larned, Scarsbrook, y Lambert, 2010), así como la conectividad que el río tenga con el agua subterránea donde muchas especies se refugian en época de secas (Pires, Cowx, y Coelho, 2000)

Las pozas aisladas que quedan en los ríos intermitentes en época de secas, representan una zona de refugio y de reproducción adecuada para especies adaptados a estas condiciones (Colvin, Giannico, Li, Boyer, y Gerth, 2009; Everest, 1973; Kralik y Sowerwine, 1977; Stanley, 1993). Sin embargo son más seguras las zonas más cercanas a las fuentes perennes, ya que eso asegura menor probabilidad de quedar sin agua y su rápida inserción al flujo cuando éste sea reactivado (Colvin et al., 2009).

Los anfibios se ven favorecidos totalmente por este tipo de hábitats, y los estudios realizados lo confirman, la abundancia de salamandras en arroyos intermitentes es muy significativa (Welsh, Hodgson, y Lind, 2005) así como la de ranas y sapos cuando los peces son recluidos a zonas con mayor cantidad de agua (Holomuzki, 1995).

Para aves, reptiles y mamíferos en muchos casos las pozas aisladas sobre los arroyos intermitentes resultan una fuente de alimentación con poco esfuerzo (Dowd y Flake, 1985; Kephart, 1982; Metzger, 1955; Tramer, 1977).

Stromberg y colaboradores (2009a), comparan la vegetación existente en pie con el banco de semillas en un río de Arizona con tramos intermitentes y perennes, esto en las zonas de inundación del río, y encuentran que efectivamente los sitios con aguas perennes son más

ricos y diversos que los sitios con aguas intermitentes. Sin embargo, en los años en que la lluvia es mayor y produce eventos extremos de inundación, ya no se evidencia una diferencia significativa en riqueza entre ambos sitios, por el contrario al conjuntar datos de tres años de estudio se observó que los sitios intermitentes eran más ricos y diversos que los sitios perennes que habían sufrido inundación (Stromberg et al., 2009a). También encuentran que los arroyos intermitentes sirven como refugio para especies vegetales que mantienen relación cercana con cuerpos de agua, germinando en sitios con condiciones hídricas necesarias para su dispersión y establecimiento (Stromberg et. al., 2009a)

A diferencia de los trabajos anteriores existen trabajos que apoyan la idea de que los arroyos efímeros en zonas áridas son menos ricos en plantas leñosas (Salinas y Casas, 2007) y menos ricos en herbáceas (Lite, Bagstad, Stromberg, 2005). Aún dentro de un mismo río con tramos perennes y efímeros los sitios efímeros son menos diversos que los sitios perennes y esto es más claro a mayor distancia de la vegetación perenne (Stromberg, Lite, y Dixon, 2009). En el caso del banco de semillas del suelo, la diversidad y densidad de especies vegetales en las zonas inundables de los arroyos intermitentes es alta comparada con los ríos perennes (Greet, Cousens, y Webb, 2012).

Por lo anterior los ríos intermitentes son considerados como ecotonos o áreas de transición entre la época seca y húmeda (Steward et al., 2012), y son importantes reservorios de nutrientes para el resto de la zona. Sin embargo los trabajos en estas áreas y bajo este enfoque de considerarlos áreas de transición, son pocos, por lo que existe un hueco en la información de los procesos que se llevan a cabo en los arroyos temporalmente secos. Por ello este capítulo tiene como objetivo evaluar la función ecológica de los ríos intermitentes y efímeros en base a la información existente a la fecha.

Se realizó la búsqueda en 8 buscadores de artículos académicos, con las palabras claves “rivers intermittent” o “rives temporary”, los buscadores revisados fueron:

Google Académico: En este buscador se encontraron 167 artículos que contenían las palabras claves, sin embargo solo 10 hacen una comparación entre la diversidad entre ríos, por lo tanto fueron los artículos utilizados para el análisis.

Jstor: se encontraron un total de 128 artículos relacionados con las palabras claves en este buscador de los cuales dos fueron utilizados para el análisis.

Onlinelibrary: se encontraron un total de 25 artículos con estas palabras claves, sin embargo solo se usaron 4 en el análisis.

Redalyc: se encontraron un total de 152 artículos relacionados con las palabras claves de los cuales solo uno cumplía con los requisitos requeridos para los análisis.

ResearchGate: en este buscador se encontraron un total de 136 artículos, de los cuales se usaron 17 artículos cumplieron con los requerimientos necesarios para responder la pregunta de ese capítulo.

SciELO: en este buscador se localizaron 32 artículos que contenían las palabras claves, sin embargo solo fueron utilizados tres.

Science Direct: es este buscador se encontraron un total de 68 artículos con las palabras claves propuestas, de los cuales solo fueron utilizados dos de estos artículos para los análisis realizados.

Springer Link: De los 65 artículos encontrados en este buscador, fueron utilizados para los análisis un total de 10.

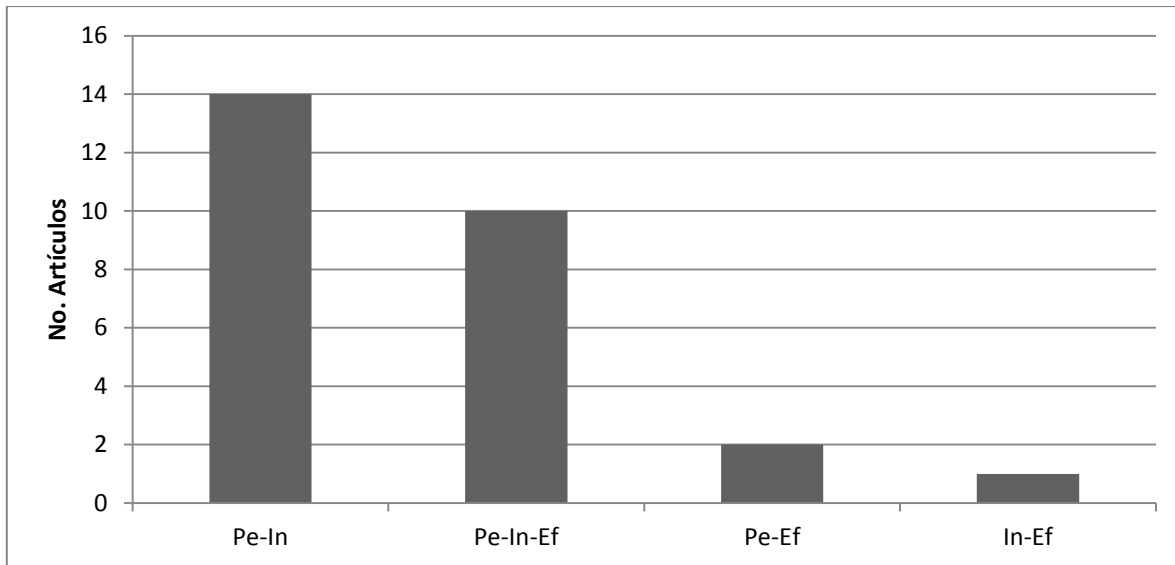
También se complementó la búsqueda con tesis y artículos de la biblioteca de la universidad autónoma del estado de Morelos, en donde se seleccionaron 5 trabajos de investigación que evalúan la biodiversidad en ríos intermitentes, para soportar el objetivo general de esta tesis doctoral.

Como resultados se encontraron un total de 54 artículos que hacen una comparación de biodiversidad entre ríos perennes, intermitentes y efímeros o evalúan la biodiversidad en ríos intermitentes particularmente.

Comparación entre tipos de ríos

De los 54 artículos un total de 27 (50%) de estos hacen una comparación entre ríos, 14 (26%) entre perennes e intermitentes, 10 (18%) hacen una comparación entre ríos perennes, intermitentes y efímeros, 2 (4%) entre perennes y efímeros y 1 (2%) entre intermitentes y efímeros (Gráfica 1).

El 50 % restante de los artículos (27) evaluaron la biodiversidad en ríos intermitentes, sin hacer alguna comparación con otros tipos de ríos.

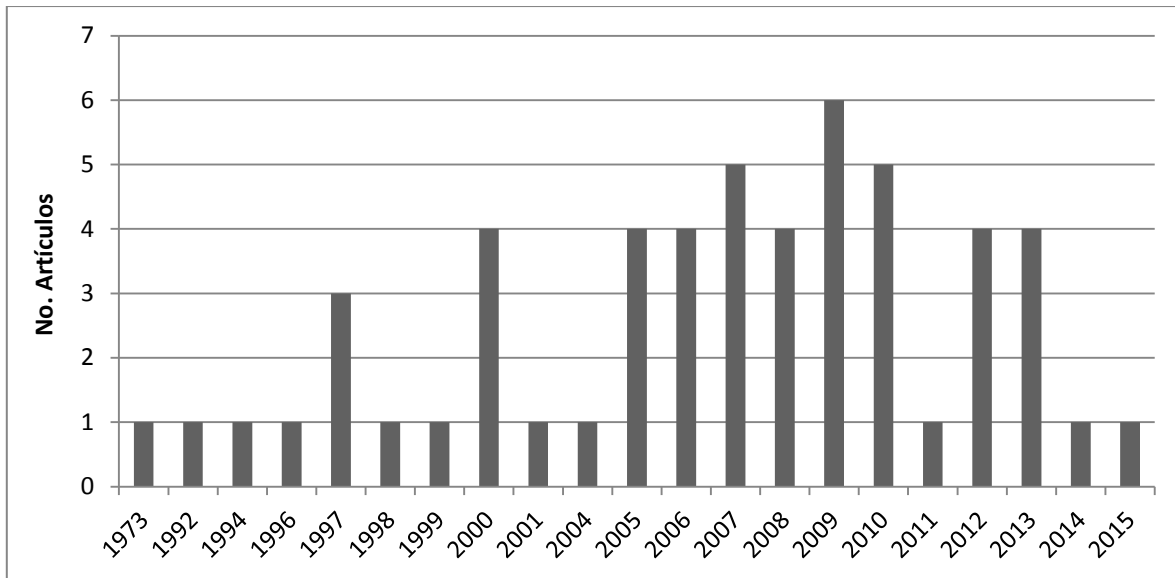


Gráfica 1. Artículos que comparan la biodiversidad entre diferentes tipos de ríos Pe (perenne) In (intermitente) y Ef (efímero).

Producción por años

Los artículos evaluados de 1973 a 2015 y dentro de este rango, el año más productivo fue 2009 (6) seguido de 2007 y 2010 con 5 artículos al año. Estos artículos generados en su mayoría en Europa, evaluaron principalmente macroinvertebrados, hicieron una comparación entre diferentes tipos de ríos principalmente entre perennes e intermitentes.

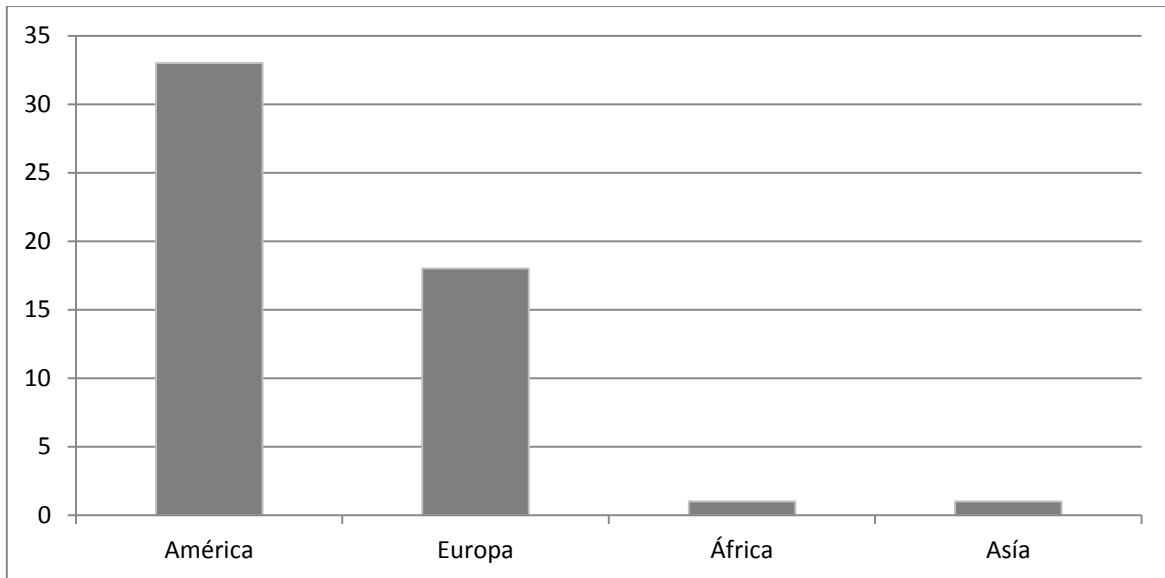
El primer artículo generado en 1973 evaluó macroinvertebrados en Perú, comparando ríos perennes con intermitentes y tomando parámetros fisicoquímicos que ayudaron a llegar a la conclusión que los macroinvertebrados se ven afectados por la temperatura, no hay una diferencia significativa entre ríos perennes e intermitentes, porque los macroinvertebrados usan el agua subterránea en época de secas (Gráfica 2).



Gráfica 2. Años más productivos en la generación de artículos que evalúen biodiversidad en ríos intermitentes.

Producción por continente

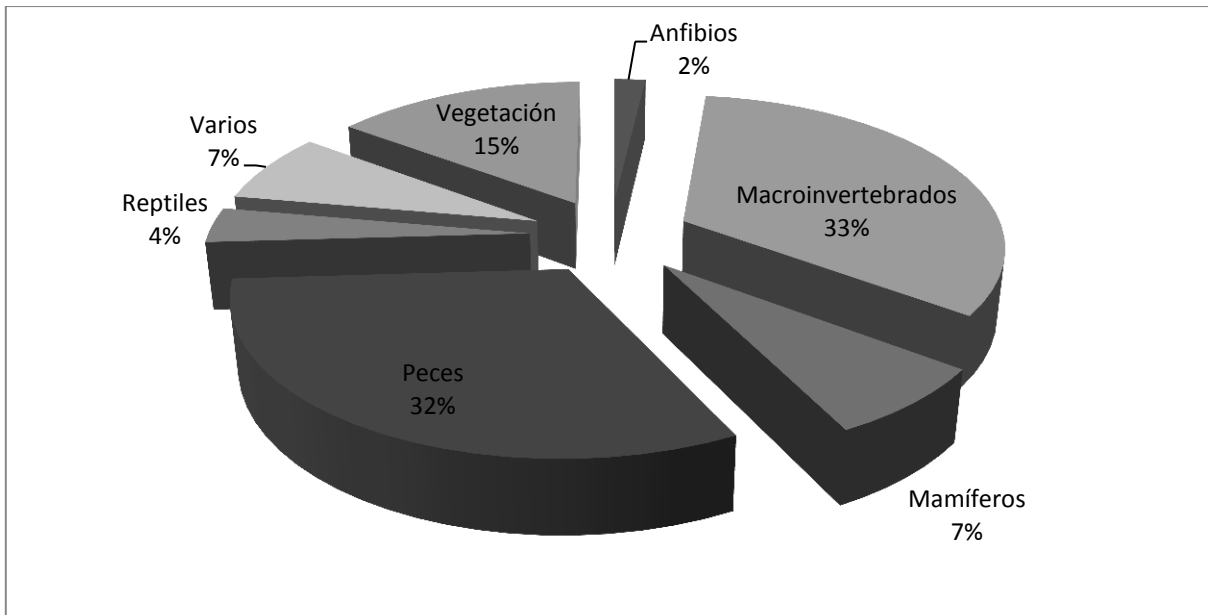
Los 54 artículos evaluados, fueron trabajos realizados en su mayoría en el continente americano, principalmente en estados unidos con 13 de estos artículos. Para el estado de Morelos en la base de datos obtenidos los artículos no hacen una comparación directa entre ríos perennes, intermitentes o efímeros, pero evalúan la biodiversidad de fruta carnosa y murciélagos en ríos intermitentes, concluyendo que los ríos intermitentes son de gran importancia ecológica para dichos organismos en época de secas (Gráfica 3).



Gráfica 3. La producción de artículos según el continente, que evalúen los ríos intermitentes o efímeros, relacionados con ríos perennes.

Grupos evaluados

Los grupos de seres vivos más trabajados son los peces y los macroinvertebrados con más del 60 % de las investigaciones realizadas, mientras que reptiles y anfibios son los grupos menos trabajados. La categoría varios se refiere a trabajos en los que se incluyeron peces, macroinvertebrados y aves (Gráfica 4).

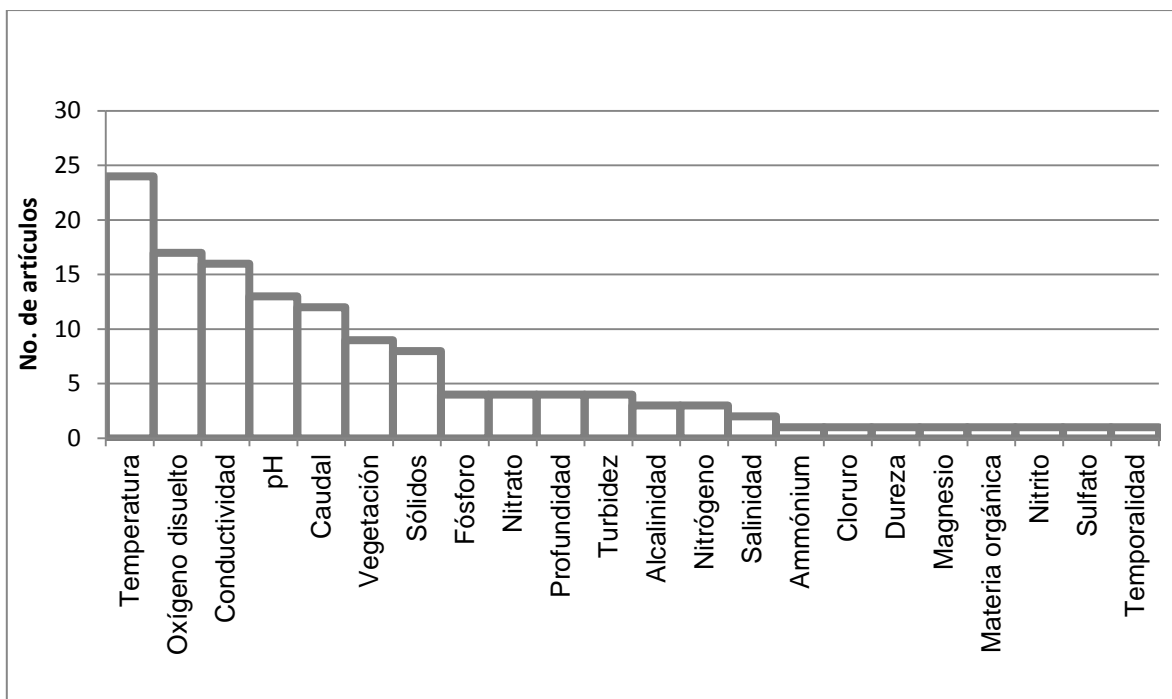


Gráfica 4.-Los grupos de seres vivos evaluados en los artículos revisados.

Los aspectos ecológicos evaluados en los 54 artículos revisados son: diversidad, abundancia, riqueza de especies, actividad de algún grupo de animales en particular, efectos de las sequías y las inundaciones sobre los organismos, reproducción e historias de vida de los organismos. Esto en conjunto con la toma de datos de parámetros fisicoquímicos que ayuden a explicar el comportamiento de los organismos.

Parámetros fisicoquímicos

Estos parámetros fisicoquímicos no son los mismos para los 54 artículos revisados, los más comunes son la temperatura (24), la conductividad (17), el oxígeno disuelto (17), el pH (13). Sin embargo hay artículos que no toman datos fisicoquímicos para cumplir sus objetivos (18), y en el caso de datos físicos de los cuerpos de agua estos varían si los trabajos se hicieron en ríos o en pozas. En los trabajos que se enfocaron en los ríos, 12 trabajos tomaron datos de caudal y en el caso de aquellos enfocados en las pozas, sólo 4 artículos tomaron datos de profundidad (Gráfica 5).



Gráfica 5. Diferentes parámetros fisicoquímicos evaluados en los 54 artículos revisados.

Discusión y conclusión

La información de ríos intermitentes o efímeros, es escasa en comparación con la información para ríos perennes. Los ríos con flujos permanentes dada su abundancia en recursos ha sido el tipo de ríos preferido por el ser humano para su asentamiento y por ende para su estudio (McDonough et al., 2011). En cuanto a los ríos intermitentes y efímeros, la falta de información en temas de importancia ecológica para los organismos que los habitan, adaptaciones de los organismos a la falta del agua en época de estiaje, influencia de los sistemas riparios sobre el flujo de los ríos, son temas importantes a investigar.

La evaluación de los artículos encontrados para este tema deja claro que la metodología usada para trabajar en los ríos secos no está estandarizada. Porque cada autor, toma los datos que cree son necesarios para contestar sus preguntas. Esto provoca que los datos no sean comparables, ni aplicados a otros sitios de trabajo. En el caso de la toma de datos fisicoquímicos en específico, existen trabajos que no toman ninguno de estos parámetros y sin embargo están trabajando con organismos que viven dentro de los cuerpos de agua.

En el caso de la temperatura, oxígeno disuelto, conductividad y pH, son los parámetros fisicoquímicos más medidos dentro de los trabajos revisados, sin embargo no existe una regla que determine que deban ser estos cuatro los parámetros fisicoquímicos a tomar en cuenta, para todo aquel estudio que involucre a los ríos.

Por otro lado, la importancia de los ríos secos como reservorios de organismos que habitan el paisaje ripario está ya documentada por varios autores (Alanis, 2000; Beesley y Prince, 2010; Colvin et al., 2009; Corti y Datry, 2014; Davey y Kelly, 2007; Lonzarich, Warren, Jr., y Lonzarich, 1998; Ocampo, 2015; Orozco-Lugo, 2007; Pedro, Maltchik, y Bianchini, 2006; Pirela y Rincón, 2013; Ruiz y Ferreras-Romero, 2008; Stromberg, Hazelton, White, et al., 2009; Torres, 2012), sin embargo, es importante evaluarla para otros sitios con ríos intermitentes o efímeros en el mundo.

Los artículos evaluados para el grupo de anfibios y reptiles concluyen que la condición perenne o intermitente tiene influencia en la composición de las especies, que la diversidad y la riqueza no se ven afectadas, existen especies que se adaptan perfectamente a los periodos en los que los ríos se quedan sin agua superficial (Bondi, 2009; Moreira, Machado, Lace, y Maltchik, 2008; Welsh et al., 2005).

En el caso de los macroinvertebrados, se encontraron diferentes resultados que fortalecen las diferentes conclusiones generales sobre ríos intermitentes y perennes, los ríos intermitentes favorecen el refugio de comunidades de macroinvertebrados (Da silva, 2012; Legier y Talin, 1973; Pires et al., 2000; Ruiz y Ferreras-Romero, 2008), y en ocasiones presentan una mayor riqueza que los ríos perennes (Arab, Lek, Lounaci, y Park, 2004; Corti & Datry, 2014; Pirela y Rincón, 2013) sin embargo, en otros sitios los ríos perennes presentan mayor riqueza que los intermitentes (Bonada, Rieradevall, y Prat, 2000; Reznickova, Pařil, y Zahrádková, 2007; Ruiz y Ferreras-Romero, 2008; Torres, 2012) , y también encontramos sitios donde la condición perenne e intermitente no es determinante en la riqueza de especies (Argyroudi, Chatzinikolaou, Poirazidis, y Lazaridou, 2009; Boulton, Datry, Kasahara, Mutz, y Stanford, 2010; Moya, Oberdorff, y Rosales, 2010; Nolte, De Oliveira, y Stur, 1997; Pirela y Rincón, 2013) tiene mayor determinación las variables ambientales que la estacionalidad del flujo sobre los macroinvertebrados (Boulton et al., 2010; Farias, Carvalho, y Medeiros, 2012; Moya et al., 2010)

Los macroinvertebrados tienen la capacidad de recuperar rápidamente sus poblaciones después de una disminución por sequías extremas (Reznickova et al., 2007; Rincón, 2010), los ríos intermitentes y efímeros tienen una mayor riqueza de endemismos y especies con adaptaciones a las sequías extremas (Reznickova et al., 2007; Torres, 2012).

En el caso de los murciélagos se ha documentado la importancia que los ríos intermitentes tienen en época de secas como corredores de alimentación, sobre todo en murciélagos insectívoros (Ocampo, 2013, 2015; Orozco-Lugo et al., 2008) incluso pueden ser sitios de alimentación de mayor importancia para los murciélagos que las tierras altas (Seidman y Zabel, 2001).

Una gran mayoría de los artículos evaluados están dirigidos al grupo de los peces, un grupo altamente trabajado en ríos intermitentes o efímeros en comparación a los otros grupos de organismos, los trabajos concluyen que la sobrevivencia de los peces en los ríos intermitentes depende estrictamente de las pozas que en dichos ríos se mantengan en época de secas (Beesley y Prince, 2010; Colvin et al., 2009; Davey y Kelly, 2007; Lonzarich et al., 1998), las pozas que se conectan a zonas hiporreicas de los ríos son de mayor importancia para la sobrevivencia de los peces (Kawanishi, Inoue, Dohi, Fujii, y Miyake, 2013), las sequías si disminuyen la población, provocada por una alta mortalidad (Pires et al., 2000; Tramer, 1977), debido a estos eventos los peces tienen estrategias de reproducción que ayuda a recuperar las poblaciones de manera rápida (Closs y Lake, 1996; Davey y Kelly, 2007; Lonzarich et al., 1998), sin embargo los ríos intermitentes son poblados por peces, porque la lentitud del flujo favorece la reproducción y el crecimiento (Beesley y Prince, 2010; Colvin et al., 2009; Figueiredo, Costa, Anselmo, y Da Silva, 2006; Franssen et al., 2006; Maslin, Lennox, Kindopp, y McKinney, 1997).

La vegetación es un grupo poco explorado en cuanto a la importancia que los ríos intermitentes tienen sobre ella, sin embargo, en lo trabajado las conclusiones sugieren que la vegetación riparia depende de la disponibilidad de agua superficial o subterránea (Lite & Stromberg, 2005; Snyder y Williams, 2000), sin embargo la corriente continua provoca una disminución en la diversidad (Pedro et al., 2006; Salinas y Casas, 2007), en ocasiones los ríos intermitentes son más ricos que los perennes aun cuando los perennes sean más abundantes (Katz, Denslow, y Stromberg, 2012; Stromberg, et al., 2009).

En general los artículos evaluados refuerzan la teoría que los ríos intermitentes sirven como refugio para los organismos, sitios aptos para la reproducción y el establecimiento de especies adaptadas para ríos con un estrés hídrico importante.

Bibliografía

- Alanis, M. S. (2000). Distribución ictiofaunística en el río Mixteco de la parte alta del Balsas. Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Arab, A., Lek, S., Lounaci, A., & Park, Y. S. (2004). Spatial and temporal patterns of benthic invertebrate communities in an intermittent river (North Africa). *International Journal of Limnology*, 40(4), 317–327.
- Argyroudi, A., Chatzinikolaou, Y., Poirazidis, K., & Lazaridou, M. (2009). Do intermittent and ephemeral mediterranean rivers belong to the same river type? *Aquatic Ecology*, 43(2), 465–476.
- Arcott, D. B., Larned, S., Scarsbrook, M. R., & Lambert, P. (2010). Aquatic invertebrate community structure along an intermittence gradient: Selwyn River, New Zealand. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(2), 530–545.
- Beesley, L. S., & Prince, J. (2010). Fish community structure in an intermittent river: the importance of environmental stability, landscape factors and within-pool habitat descriptors. *Marine and Freshwater Research*, 61(5), 605–614.
- Bologaro, A., Sierra, R., Torres, V., Márquez, A. Z., Ramírez, J. D., Uribe, S., ... Monsalvo, C. B. (2006). Análisis de la Vulnerabilidad y Capacidad de Adaptación al Cambio Climático en los Sectores más Relevantes del Estado de Morelos (Universida).
- Bonada, N., Rieradevall, M., y Prat, N. (2000). Temporalidad y contaminación como claves para interpretar la biodiversidad de macroinvertebrados en un arroyo Mediterráneo (Rierade Sant Cugat, Barcelona). *Limnetica*, 18, 81–90.
- Bondi, C. A. (2009). A comparison of western pond turtle (*actinemys marmorata*) movements in perennial and intermittent portions of a northwestern california river system. *Journal of Chemical Information and Modeling*. Humboldt State University.

- Boulton, A. J., Datry, T., Kasahara, T., Mutz, M., & Stanford, J. A. (2010). Ecology and management of the hyporheic zone: stream-groundwater interactions of running waters and their floodplains. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(1), 26–40.
- Brooks, R. T. (2009). Potential impacts of global climate change on the hydrology and ecology of ephemeral freshwater systems of the forests of the northeastern United States. *Climatic Change*, 95(3–4), 469–483.
- Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Creel, J. B., y Dirzo, R. (2010). Selva seca del pacífico de México. (G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury, & R. Dirzo, Eds.). México: CONABIO.
- Closs, G. E., & Lake, P. S. (1996). Drought, differential mortality and the coexistence of a native and an introduced fish species in a south east Australian intermittent stream. *Environmental Biology of Fishes*, 47, 17–26.
- Colvin, R., Giannico, G. R., Li, J., Boyer, K. L., & Gerth, W. . (2009). Fish use of intermittent watercourses draining agricultural lands in the Upper Willamette River Valley, Oregon. *Transactions of the American Fisheries Society*, 138, 1302–1313.
- Corti, R., & Datry, T. (2014). Drying of a temperate, intermittent river has little effect on adjacent riparian arthropod communities. *Freshwater Biology*, 59(4), 666–678.
- Da silva, M. J. (2012). Ecologia tóxica da assembleia de peixes em um rio intermitente do semiárido. Universidade Estadual da Paraíba.
- Davey, A. J. H., & Kelly, D. J. (2007). Fish community responses to drying disturbances in an intermittent stream: A landscape perspective. *Freshwater Biology*, 52(9), 1719–1733.
- Dowd, E. M., & Flake, L. D. (1985). Foraging habitats and movements of nesting great blue heron in a prairie river ecosystems, South Dakota. *Journal of Field Ornithology*, 56(4), 379–387.
- Everest, F. H. (1973). Ecology and management of summer steelhead in the Rogue River. Fishery Research Report. Portland: Oregon State Commission.
- Farias, R. L., Carvalho, L. K., & Medeiros, E. S. F. (2012). Distribution of Chironomidae in a Semiarid Intermittent River of Brazil. *Neotropical Entomology*, 41(6), 450–460.
- Figueiredo, M. S. E., Costa, R. T. R., Anselmo, R. P. T., & Da Silva, M. J. (2006). Spatial variation in reservoir fish assemblages along semi-arid intermittent river , Curimataú River , northeastern Brazil. *Revista de biologia e ciências da terra*, 1, 29–39.

- Fossati, J., Pautou, G., & Peltier, J.-P. (1999). Water as resource and disturbance for wadi vegetation in a hyperarid area (Wadi Sannur, Eastern Desert, Egypt). *Journal of Arid Environments*, 43, 63–77.
- Franssen, N. R., Gido, K. B., Guy, C. S., Tripe, J. A., Shrank, S. J., Strakosh, T. R., ... Paukert, C. P. (2006). Effects of floods on fish assemblages in an intermittent prairie stream. *Freshwater Biology*, 51(11), 2072–2086.
- Geffen, E., Hefner, R., Macdonald, D. W., & Ucko, M. (1992). Habitat selection and home range in the Blanford's fox, *Vulpes cana*: compatibility with the resource dispersion hypothesis. *Oecologia*, 91, 75–81.
- Greet, J., Cousens, R. D., & Webb, J. A. (2012). Flow regulation affects temporal patterns of riverine plant seed dispersal: Potential implications for plant recruitment. *Freshwater Biology*, 57(12), 2568–2579.
- Holomuzki, J. R. (1995). Oviposition Sites and Fish-Deterrent Mechanisms of Two Stream Anurans. *Copeia*, 3, 607–613.
- Katz, G. L., Denslow, M. W., & Stromberg, J. C. (2012). The Goldilocks effect: Intermittent streams sustain more plant species than those with perennial or ephemeral flow. *Freshwater Biology*, 57(3), 467–480.
- Kawanishi, R., Inoue, M., Dohi, R., Fujii, A., & Miyake, Y. (2013). The role of the hyporheic zone for a benthic fish in an intermittent river: A refuge, not a graveyard. *Aquatic Sciences*, 75(3), 425–431.
- Kephart, D. G. (1982). Microgeographic variation in the diets of garter snakes. *Oecologia*, 52(2), 287–291.
- Kralik, N. J., & Sowerwine, J. E. (1977). The role of two northern California intermittent Streams in the life history of anadromous Salmonids. Humboldt State University, Arcata, California.
- Legier, P., & Talin, J. (1973). Comparaison De Ruisseaux Permanents Et Temporaires De La Provence Calcaire. *Annls Limnoll*, 9(3), 273–292.
- Lite, S., Bagstad, K. J., & Stromberg, J. C. (2005). Riparian plant species richness along lateral and longitudinal gradients of water stress and Xood disturbance, San Pedro River, Arizona, USA. *Journal of Arid Environments*, (63), 785–813.

- Lite, S. J., & Stromberg, J. C. (2005). Surface water and ground-water thresholds for maintaining *Populus-Salix* forests, San Pedro River, Arizona. *Biological Conservation*, 125(2), 153–167.
- Lonzarich, D. G., Warren, Jr., M. L., & Lonzarich, M. R. E. (1998). Effects of habitat isolation on the recovery of fish assemblages in experimentally defaunated stream pools in Arkansas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(9), 2141–2149.
- Maslin, P., Lennox, M., Kindopp, J., & McKinney, W. (1997). Intermittent Streams as Rearing Habitat for Sacramento River Chinook Salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*).
- Mcdonough, O. T., Hosen, J. D., & Palmer, M. A. (2011). Temporary streams : the hydrology , geography , and ecology of non-perennially flowing waters. In H. S. Elliot & L. E. Martin (Eds.), *River Ecosystems: Dynamics, Management and Conservation* (Nova Scien, pp. 259–289).
- Metzger, B. (1955). Notes on mammals of Perry County, Ohio. *Journal of Mammalogy*, 36(1), 101–105.
- Mills, M. G. L., & Retief, P. F. (1984). The response of ungulates to rainfall along the riverbeds of the southern Kalahari 1972–1982. *Koedoe*, 27, 129–141.
- Moreira, L. F. B., Machado, I. F., Lace, a R. G. M., & Maltchik, L. (2008). Anuran amphibians dynamics in an intermittent pond in southern Brazil. *Acta Limnologica Brasileira*, 20(3), 205–212. Retrieved from
- Moya, N., Oberdorff, T., & Rosales, C. (2010). Comparación de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos en ríos intermitentes y permanentes del altiplano boliviano: implicaciones para el futuro cambio climático. *Ecología Aplicada*, 8(2).
- Nolte, U., De Oliveira, M. J., & Stur, E. (1997). Seasonal, discharge-driven patterns of mayfly assemblages in an intermittent Neotropical stream. *Freshwater Biology*, 37(2), 333–343.
- Ocampo, R. C. M. (2013). Diversidad de murciélagos en sitios conservados y perturbados en la selva seca de la mixteca baja poblana. Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Ocampo, R. C. M. (2015). Efecto de la cobertura urbana sobre la actividad de murciélagos insectívoros aéreos en las barrancas de cuernavaca. Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Orozco-Lugo, C. L. (2007). Efecto de la perturbación del hábitat en la comunidad de murciélagos insectívoros de selva baja caducifolia. Universidad Nacional Autónoma de México.

- Orozco-Lugo, C. L., Valenzuela-Galván, D., Vázquez, L. B., Rhodes, A. J., de León-Ibarra, A., Hernández, A., ... de la Peña-Domene, M. (2008). Velvety Fruit-Eating Bat (*Enchistenes Hartii*; Phyllostomidae) in Morelos, Mexico. *Southwestern Naturalist*, 53(4), 517–520.
- Pedro, F., Maltchik, L., & Bianchini, I. (2006). Hydrologic cycle and dynamics of aquatic macrophytes in two intermittent rivers of the semi-arid region of Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 66(2B), 575–585.
- Pirela, R., & Rincón, J. (2013). Diet of the freshwater crab *Bottiella niceforei* (Schmitt & Pretzmann, 1968) (Decapoda: Trichodactylidae) and its relationship with organic matter processing in an intermittent stream of northwestern Venezuela. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41(4), 696–706.
- Pires, A. M., Cowx, I. . G., & Coelho, M. . M. (2000). Benthic macroinvertebrate communities of intermittent streams in the middle reach of the Guadina Basin (Portugal). *Hydrobiologia*, 453, 167–175.
- Reznickova, P., Pařil, P., & Zahrádková, S. (2007). The ecological effect of drought on the macroinvertebrate fauna of a small intermittent stream - An example from the Czech Republic. *International Review of Hydrobiology*, 92(4–5), 514–526.
- Rincón, J. E. (2010). Recolonización de macroinvertebrados bentónicos en una corriente intermitente del noroeste de Venezuela. *Boletín Del Centro de Investigaciones Biológicas*, 44(1), 63–82. Retrieved from
- Robson, B. J., Chester, E. T., & Austin, C. M. (2011). Why life history information matters: Drought refuges and macroinvertebrate persistence in non-perennial streams subject to a drier climate. *Marine and Freshwater Research*, 62, 801–810.
- Ruiz, G. A., & Ferreras-Romero, M. (2008). Distribution patterns of Hydropsychids and Rhyacophilids species (Trichoptera) in a not regulated Mediterranean river (SW Spain). *Limnetica*, 27(2), 227–238.
- Salinas, M. J., & Casas, J. J. (2007). Riparian vegetation of two semi-arid Mediterranean rivers: Basin-scale responses of woody and herbaceous plants to environmental gradients. *Wetlands*, 27(4), 831–845.
- Seidman, V. M., & Zabel, C. J. (2001). Bat Activity Along Intermittent Streams in Northwestern California. *Journal of Mammalogy*, 82(3), 738.

- Snyder, K. A., & Williams, D. G. (2000). Water sources used by riparian trees varies among stream types on the San Pedro River, Arizona. *Agricultural and Forest Meteorology*, 105(1–3), 227–240. [https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(00\)00193-3](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(00)00193-3)
- Stanley, E. . (1993). *Drying disturbance and stability in a desert stream ecosystem*. Tempe, AZ: Arizona State University.
- Steward, A. L., Von Schiller, D., Tockner, K., Marshall, J. C., & Bunn, S. E. (2012). When the river runs dry: Human and ecological values of dry riverbeds. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10(4), 202–209.
- Stromberg, J. C., Bagstad, K. J., Leenhouts, J. M., Lite, S. J., & Makings, E. (2005). Effects of stream flow intermittency on riparian vegetation of a semiarid region river (San Pedro River, Arizona). *River Research and Applications*, 21(8), 925–938.
- Stromberg, J. C., Hazelton, a. F., & White, M. S. (2009). Plant species richness in ephemeral and perennial reaches of a dryland river. *Biodiversity and Conservation*, 18(3), 663–677.
- Stromberg, J. C., Hazelton, A. F., White, M. S., White, J. M., & Fischer, R. a. (2009). Ephemeral wetlands along a spatially intermittent river: Temporal patterns of vegetation development. *Wetlands*, 29(1), 330–342.
- Stromberg, J. C., Lite, S. J., & Dixon, M. D. (2009). Effects of stream flow patterns on riparian vegetation of a semiarid river: implications for a changing climate. *River Research and Applications*, 7(4), 189.
- Torres, G. U. (2012). *Diversidad de coleópteros acuáticos en cauces permanentes e intermitentes de la cuenca de Xichú , Guanajuato , México . Universidad Autónoma de Queretaro*.
- Tramer, E. J. (1977). Catastrophic mortality of stream fishes trapped in shrinking pools. *American Midland Naturalist*, 97(2), 469–478.
- Trejo, I., & Dirzo, R. (2000). Deforestation of seasonally dry tropical forest: A national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, 94(2), 133–142.
- Welsh, H. H., Hodgson, G. R., & Lind, A. J. (2005). Ecogeography of the herpetofauna of a northern California watershed: Linking species patterns to landscape processes. *Ecography*, 28(4), 521–536.

Capítulo 2

Corredores riparios, tributarios al río Amacuzac: características físico-ambientales

Introducción

La topografía de las selvas bajas caducifolias en Morelos, genera un paisaje accidentado con pendientes pronunciadas y valles en la zona centro del estado, con lluvias estacionales con una temporada de lluvias y de secas muy marcada (Trejo y Dirzo, 2000), esto genera en su paisaje hídrico un patrón con ríos intermitentes, perennes y efímeros.

La precipitación en el estado de Morelos, va de los 900 a 1500 mm anuales; al sur del estado, donde se sitúa la zona de estudio, se presenta la precipitación más baja del estado 900 mm anuales (Bolongaro et al., 2006; CONANP-SEMARNAT, 2005).

El río Amacuzac, situado en la cuenca del mismo nombre, es uno de los afluentes más importantes del río Balsas y se origina en las faldas del volcán Nevado de Toluca, a una altitud de 2600 m.s.n.m, en las inmediaciones del poblado de Tequisquiapan, en el Estado de México, donde se conoce como río Texcatitlán. Luego corre por el valle de Almoloya de Alquisiras y después de un desarrollo de 75 Km, llega a la zona de calizas de la Sierra de Cacahuamilpa, en los límites entre el estado de Guerrero y Morelos, en donde la corriente desaparece al pie del cerro del Jumil, confluyendo subterráneamente los ríos San Jerónimo y Chontacoatlán (Mas, Sorani, y Alvarez, 1998).

Seguidamente ambas corrientes emergen en las grutas de Cacahuamilpa y Carlos Pacheco, respectivamente. A partir de este punto, la corriente se conoce como río Amacuzac y corre en territorio del estado de Morelos, en una dirección general hacia el este-sureste, hasta la confluencia con el río Cautla; por el municipio de Coatlán del Río, se dirige hacia el sureste y atraviesa las poblaciones de Huajintlán y Amacuzac. Posteriormente recibe el caudal del río Chiquito, al noreste del cerro El Clarín, que recoge las aguas del Tembembe y el Chalma, prosiguiendo su sinuoso camino rumbo al sureste, cruzando varias localidades como El Estudiante, Tehuixtla, Vicente Aranda, Chisco y Xicatlacotla, que continúa hacia

el norte de la mesa el Capire; después de escurrir hacia el suroeste de Nexpa, que sirve de límite natural entre Morelos y el estado de Guerrero. Por último, llega al paraje llamado Balseadero, punto limítrofe de los estados antes mencionados y con Puebla. En este lugar sigue su recorrido de aproximadamente 104 Km y se encamina hacia el suroeste, fuera de Morelos hasta confluir con el río Balsas. El río Amacuzac presenta intensas avenidas de agua en los meses de lluvias y leves escurrimientos en los meses restantes, su morfología es caracterizada por una secuencia alternante corriente/remanso que son originados por cambios en el gradiente. Las corrientes presentan el fondo predominante por canto rodado y grava, y en los remansos existe arena y lodo (Casique, 1997).

El río Amacuzac es un río con flujo estacional con una estación lluviosa después del día 150 hasta el 300 aproximadamente con dos picos a lo largo de esta época en el día 180 y 260 aproximadamente (Casique, 1997).

En la parte alta de la cuenca, el río Amacuzac presenta flujos máximos de 90 días de $33.83 \text{ m}^3/\text{s}$ y mínimos de 90 días de $1.68 \text{ m}^3/\text{s}$ y en la parte baja de la cuenca alcanza máximos de 90 días de $95.06 \text{ m}^3/\text{s}$ y mínimos de 90 días de $15.98 \text{ m}^3/\text{s}$, con un coeficiente de variación que va de 1.41 en la parte alta y 1.06 en la parte baja, En la parte alta del río presenta 0.49% de inundación, en periodos de 60 días con periodos libres de inundación de 166 días y 53 días en la parte baja del río con un porcentaje de inundación de 0.54 % (CNA, 2006)

Existen trece ríos principales tributarios que alimentan el flujo del río Amacuzac en el estado de Morelos y Guerrero de estos, nueve son intermitentes o efímeros y cuatro son perennes, es por ello importante saber cuál es el papel que juegan estos ríos intermitentes en este ecosistema, ya que dado las condiciones climáticas y la presión antropogénica que sufre la zona riparia del Amacuzac, es probable que los pocos ríos perennes, disminuyan su caudal o lleguen a ser completamente secos (Bolongaro et al., 2006)

Como se mencionó, uno de los principales problemas de estas zonas riparias es el cambio de uso de suelo. El cambio de uso de suelo en México está relacionado principalmente con actividades antrópicas, sin embargo es un fenómeno distinto para cada sitio o tipo de vegetación, Toledo 1989 reporta una tasa de deforestación del 0.76% anual para México, una de las más altas reportada (Velázquez et al., 2002), seguida de lo reportado en Grainger (1984) de 0.81 % la tasa anual de deforestación (Mas, Velázquez, y Couturier, 2009).

Sin embargo los investigadores han evaluado las tasas de deforestación por tipos de vegetación, siendo los ambientes tropicales los más afectados, la selva baja con un 10.4 % anual y el bosque mesófilo de montaña con un 10.1 % la tasa anual de deforestación (Mas, Sorani, y Alvarez, 1996).

Las zonas de vegetación nativa son cambiadas a vegetación inducida como cultivos o zonas de pastizal usados para el ganado, en el periodo de 1975-1990 se reportó una tasa de cambio de 4.39 % (Cortina, Macario, y Ogneva-Himmelberger, 1999), en 1976-2000 la tasa de cambio fue de 0.9 a 5.99 % (Velázquez et al., 2002), en el periodo de 1990- 2000 se reporta una tasa de cambio de 27.82% (Guerra y Ochoa, 2006). Con todos estos antecedentes en el país, el estado de Morelos no es la excepción y la pérdida de la vegetación nativa a la fecha del 48% (uso de suelo serie V, INEGI).

Muchos investigadores han tratado de identificar cuáles son los factores socioeconómicos que más inciden en los procesos de deforestación, sin embargo, algunos estudios consideran como principal causa los aspectos demográficos (Bocco, Mendoza, y Masera, 2001; Mendoza y Dirzo, 1999). Otros autores como Mahar y Scheneider (1994) señalan el avance agrícola como factor principal de este fenómeno, mientras que otros consideran que las políticas gubernamentales y los programas de subsidio al campo son parte del problema (Cortina et al., 1999).

Por otro lado, en diversos estudios se han usado variables como distancia a ríos, carreteras, poblados, zonas agrícolas, zonas forestales y distancia al borde del bosque (Mas, Sorani y Alvarez, 1996; Soares-Filho, Coutinho, y López, 2002), para evaluar su efecto en la relación a la deforestación. Mientras que otros autores incluyen factores como la altitud, pendiente, precipitación, radiación solar, temperatura media anual (Muñoz, Alarcón, y Fernández, 2003; Serra, Pons, y Sauri, 2003), para evaluar la misma situación. Angelsen y Kaimowitz, (1999) mencionan que los apoyos al campo como créditos o programas de gobierno en México favorecen la deforestación (Angelsen & Kaimowitz, 1999)(Angelsen & Kaimowitz, 1999)(Angelsen & Kaimowitz, 1999)(Angelsen & Kaimowitz, 1999)(Angelsen y Kaimowitz, 1999)

Particularmente, los cambios de uso de suelo y la deforestación en los sistemas ribereños pueden tener efectos muy variados debido a la gran dinámica de los mismos, ya que cualquier cambio aguas arriba en un sistema ripario tiene repercusiones aguas abajo como

también en el subsuelo, por lo que la vegetación en estos ambientes es una parte importante que mantiene no sólo la dinámica hídrica natural sino también la del banco de semillas del suelo de cada sitio (Jaramillo, García-Oliva, y Martínez-Yrizar, 2010).

Debido a la variación temporal y espacial de los sistemas riparios en cuanto a la biodiversidad, en particular la vegetación y la variación hídrica debidas al clima estacional de la región, es sumamente relevante caracterizar los aspectos físicos y ambientales de los ríos tributarios que son parte de una cuenca principal, por ello el objetivo de este capítulo es caracterizar aspectos físicos y ambientales de los ríos tributarios intermitentes y perennes al río Amacuzac.

Metodología

De los trece ríos principales tributarios al río Amacuzac, se seleccionaron seis, que cumplieran con los siguientes requisitos, ser tributarios al río Amacuzac, que fueran de fácil acceso, y pudiéramos tener zonas de cultivo y con vegetación natural a no más de 3 km de la desembocadura al río Amacuzac, de estos seis, tres son perennes (Apatlaco, Casahuatlán y Nexpa) y tres intermitentes o efímeros (Río agua salada, Río seco y Zoofari), en cada uno de estos sitios se trazaron seis transectos, tres con vegetación natural y tres en zonas de cultivo (Fig. 1).

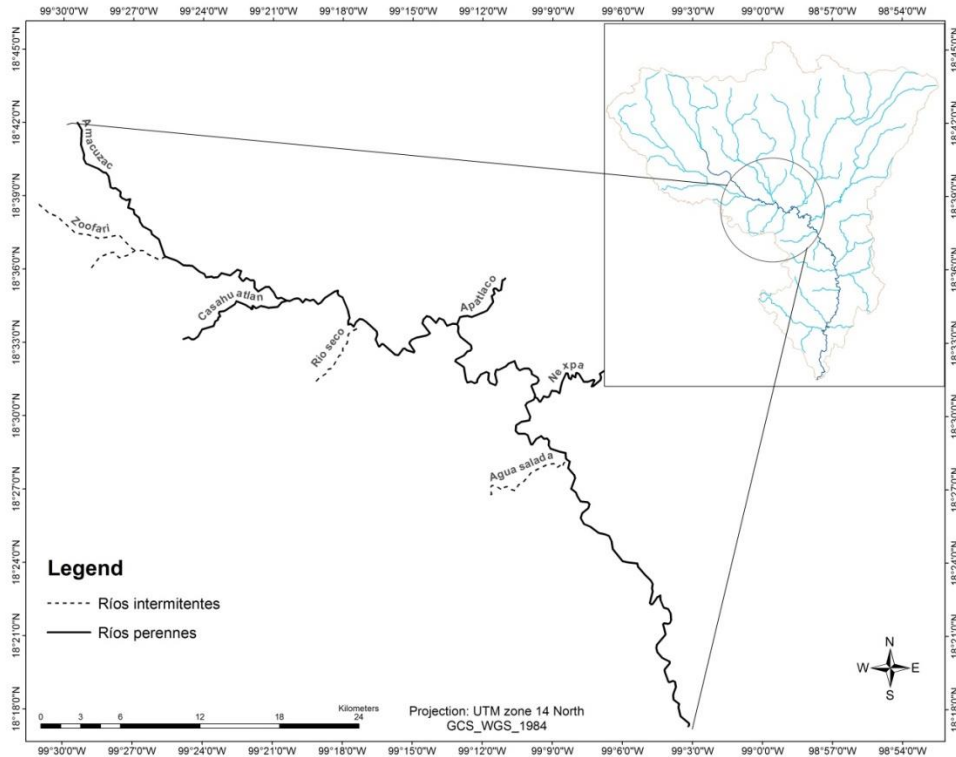


Fig.1.- Ubicación de los ríos seleccionados dentro de la cuenca del Amacuzac.

Pendiente

Se midió la pendiente con la ayuda de un inclinómetro, está se midió sobre cada transecto cada 10 m en cada transecto, tomando la inclinación del terreno desde la base del suelo, marcando valores positivos para las subidas y negativos para las zonas donde el terreno bajaba en este espacio de 10 m.

Para obtener el ángulo de inclinación de la pendiente fue usada la fórmula en la parte trasera del inclinómetro de la siguiente manera:

$$m \frac{1}{20} \leftrightarrow \alpha$$

$$\tan \alpha = \frac{co}{ca} = \frac{y}{x} \text{ eso quiere decir que } \tan \alpha = m \text{ al despejar:}$$

$$m = \tan \alpha \text{ es decir } \alpha = \tan^{-1} m$$

Dónde:

m= pendiente

co=cateto opuesto

ca= cateto adyacente

De esta manera se obtuvo el porcentaje de la pendiente, tomando en cuenta que 90° son el 100% de la pendiente.

Nivel del río

Se tomaron medidas del nivel del agua en época de lluvias para obtener los máximos niveles durante el año, con la ayuda de una regla de nivel de tres metros (Fig. 2). La regla fue colocada una por sitio, al pie del río tributario, de tal forma que la altura máxima del río en época de lluvias fuera marcada en la regla, si esta altura era sobrepasada por el nivel del río, se infirió la altura máxima por las marcas en los arboles cercanos.



Fig.2- Regla de nivel para medir niveles del río

Los datos de nivel del río y pendiente fueron correlacionados para evaluar qué partes de los transectos quedan inundadas en época de lluvias en cada uno de los sitios de estudio.

Índice de efecto de forma para los sitios de estudio

Con ayuda de las imágenes de satélite actuales, se delimito el polígono en el que se encontraron inmersos los transectos, dichos polígonos se refieren a una mancha continua de vegetación natural en cada uno de los 6 ríos tributarios seleccionados.

El índice de forma está ligado al efecto de borde, de manera que cuanto más alargado y pequeño es un fragmento el efecto de borde es más fuerte, es decir mientras menor es el parche el efecto de borde es mayor. Esto sugiere que las inclemencias del clima tales como viento, insolación y radiación calórica tendrán un efecto importante sobre la vegetación. Algunos estudios han registrado que la radiación penetra al interior del fragmento a 100 m

desde el borde, lo que implica que fragmentos de 10 ha se ven perturbados en su totalidad (Ceccon, 2013).

El índice de forma se midió sacando la relación perímetro/área, resultados mayores a 1 indican un efecto de borde intenso, sin embargo resultados menores a 1 indican un efecto de borde menor, es decir, los sitios con resultados más pequeños tendrán un menor efecto de la perturbación hacia el interior del fragmento.

Uso de suelo

A partir de imágenes satelitales de 2015 tomadas de Google Earth, con técnicas de fotointerpretación, en ArcGis 10.5, se generaron los polígonos de uso de suelo actual, y se clasificaron con base a la clasificación de la serie V de INEGI de una manera general en 5 categorías, cuerpos de agua, zonas urbanas, selva baja, zonas de cultivo y vegetación secundaria.

Se generó un primer buffer a partir del río Amacuzac de 10 km de ancho y dentro de éste se generó un segundo buffer para cada río tributario en estudio, de 1 km de ancho.

Los polígonos fueron generados a tres km de altura con proyección UTM zona 14 Norte, GCS-WGS 84. Se calculó con el programa ArcGis el área de cada polígono la cual fue sumada para obtener el área total.

Vegetación en pie

Se caracterizó la vegetación en pie para cada uno de los sitios de estudio donde se establecieron 3 transectos perpendiculares al río, de 50m de largo por 2m de ancho, separados a una distancia de 50 m aproximadamente entre ellos. En cada transecto se censaron, identificaron y localizaron todos aquellos árboles o arbustos mayores a 1 cm de DAP. Se midió la altura, copa y diámetro a la altura del pecho y se registró la distancia a la cual cada individuo se encontraba del río.

Muestreo de banco de semillas

En este capítulo se presentaran resultados preliminares sobre el muestreo de banco de semillas, sin embargo la metodología será descrita en el capítulo 3.

Se calculó el índice de valor de importancia para las especies más representativas (IVI, desarrollado por Curtis & McIntosh 1951, y aplicado por Cintrón y Schaeffer-Novelli 1983,

Corella et al. 2001 y Zarco-Espinosa et al. 2010, entre otros), $IVI = FR + DR$, donde FR es la frecuencia relativa y DR es la densidad relativa. La frecuencia relativa se refiere a la proporción de individuos por cada sitio que contiene la especie dada $\times 100\%$; la densidad relativa se calculó como, el número de individuos de una especie / área muestreada / densidad total $\times 100\%$.

Resultados

Sitio Apatlaco

Está localizado en el río Yautepec, que está clasificado como uno de los más contaminados del estado de Morelos (Bolongaro et al., 2006) es un tributario al río Amacuzac, con flujo perenne. El sitio de estudio se ubica a más de 2 km del río Amacuzac, a una altitud de 880 m.s.n.m. (Fig. 3).

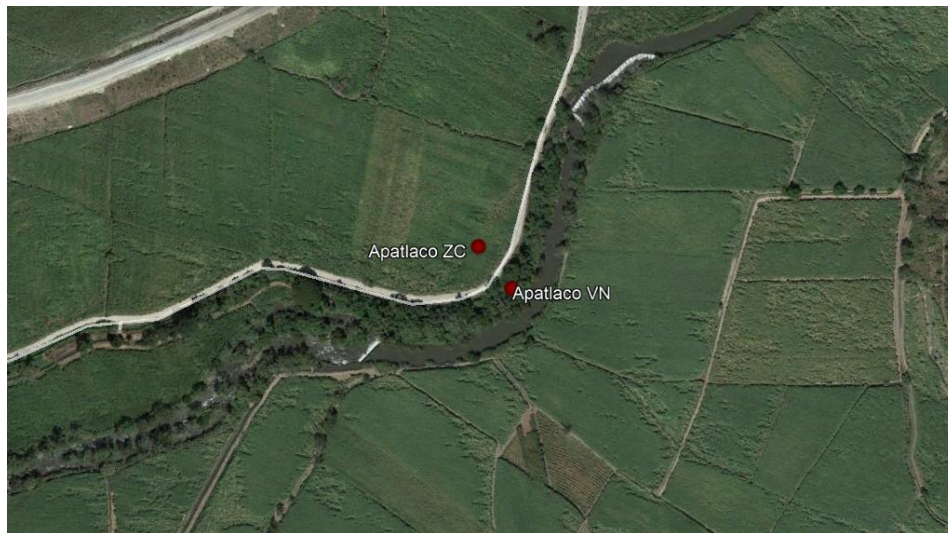
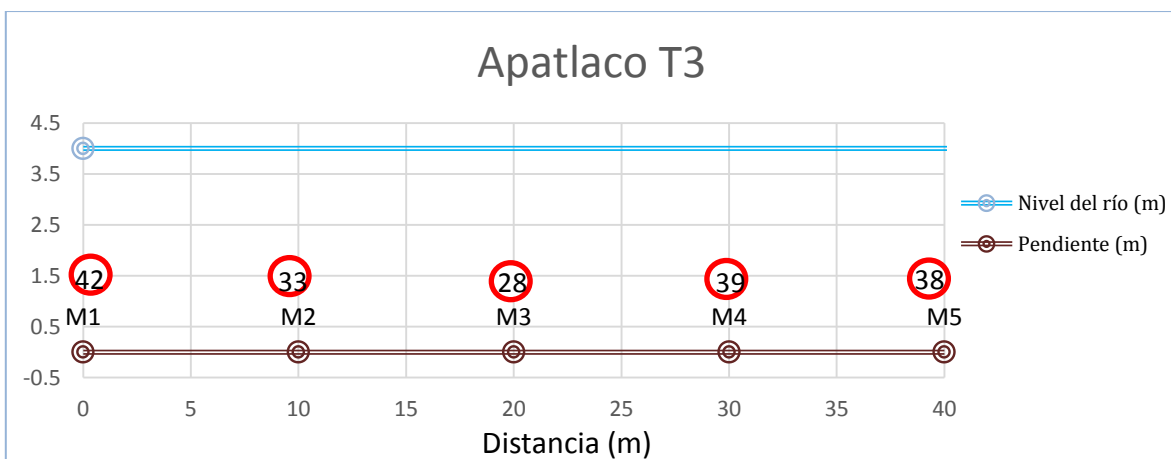
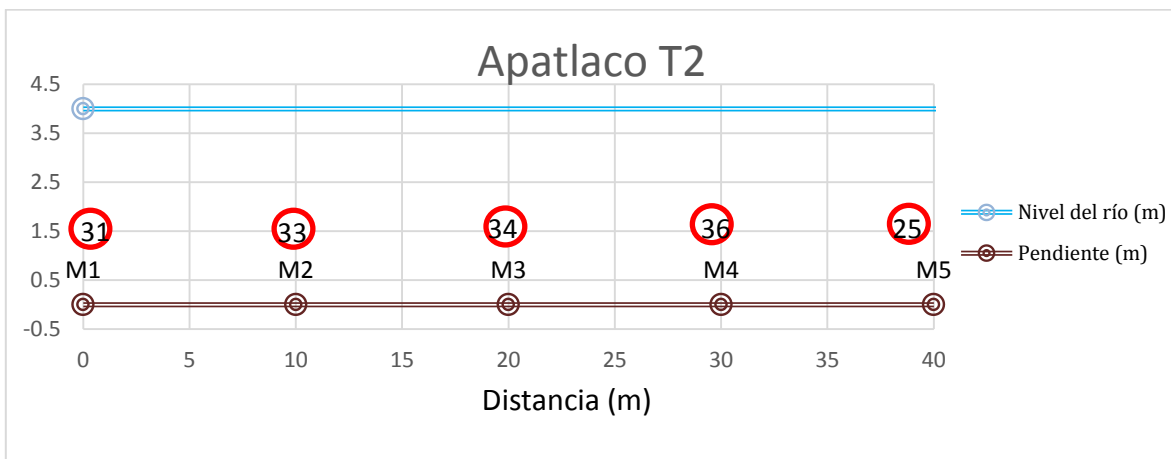
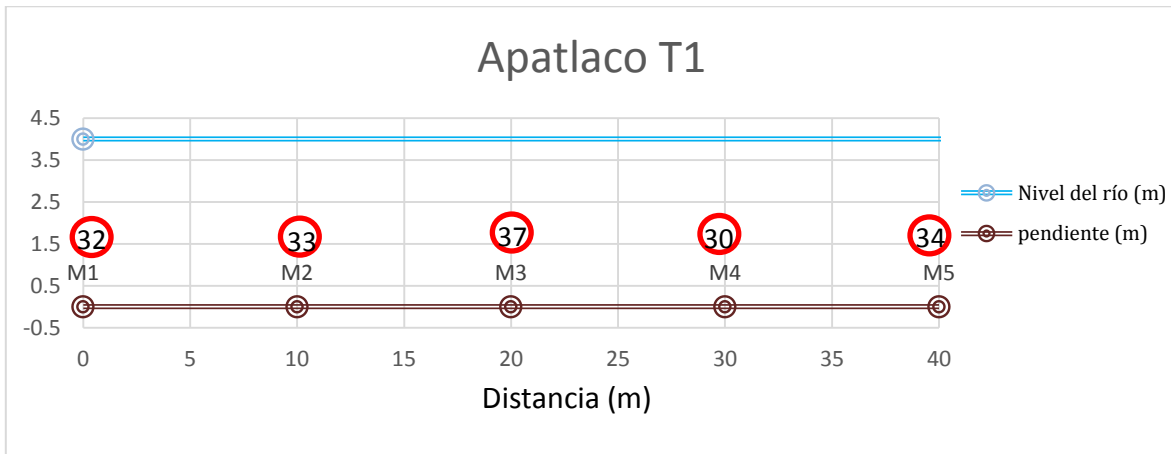


Fig. 3- Sitio Apatlaco, VN (vegetación natural) ZC (zonas de cultivo).

Los transectos de vegetación natural presentan una pendiente del 0 %, por lo que en época lluvias están totalmente inundados (Gráfica 6). Este río llegó a un nivel máximo de 4 m de altura en los dos años de muestreo, por lo que todas las muestras (M1-M5) en época de lluvias estuvieron sumergidas por el agua, en este sitio en época de secas el sitio cuenta ya con 2 m de profundidad. Los tres transectos de zona de cultivo están a una distancia de 5 metros del río, por lo tanto en los años del estudio no se inundaron en época de lluvias. La relación entre el nivel del río y la pendiente indica que los 3 transectos con vegetación natural se inundan en época de lluvias (Gráfica 6).



Gráfica 6.- La relación entre pendiente y nivel del río que muestra la altura máxima a la que llegó la humedad en los dos años de trabajo. Los círculos rojos muestran en su interior la riqueza del banco de semillas en cada uno de los puntos de muestreo durante los dos años.

El uso de suelo del sitio Apatlaco está caracterizado por zonas de cultivo con el 76 % del área trabajada para el uso de suelo y vegetación. Las zonas con vegetación natural (selva baja y secundaria) ocupan el 9.7 % del área trabajada para el uso de suelo. (Fig.4)

El polígono de vegetación natural, en el que se encuentran inmersos los transectos evaluados, es una zona de vegetación secundaria con un índice de forma de 0.032, lo que indica que de los 6 sitios, éste es uno de los polígonos con un efecto de borde mayor.

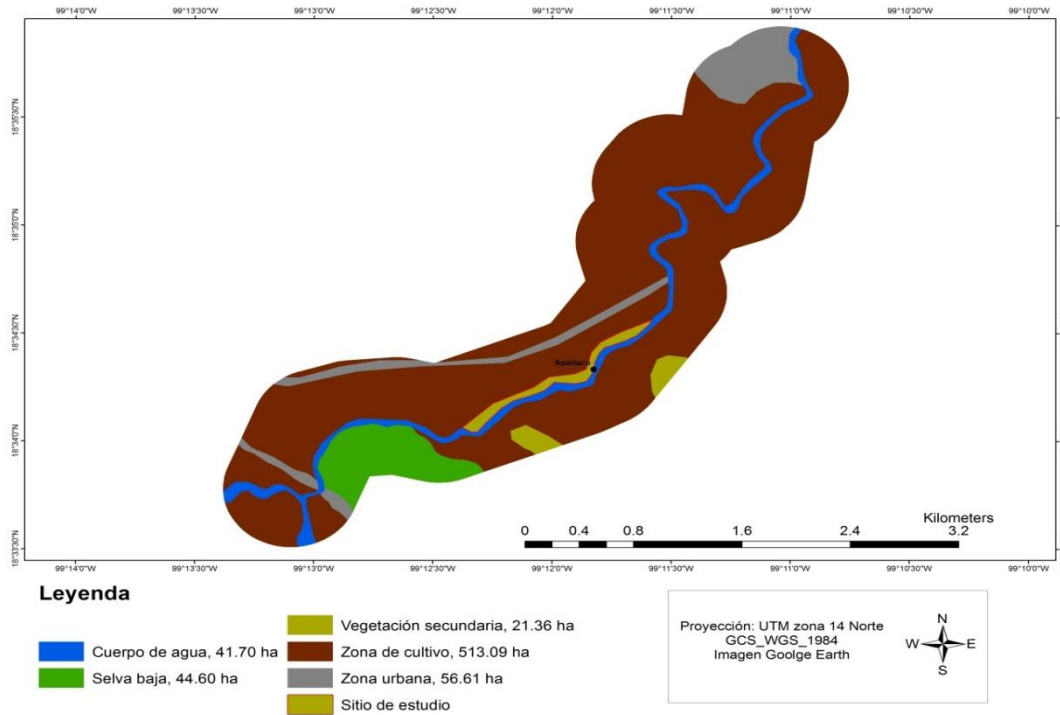


Fig.4- Mapa de uso de suelo y vegetación del sitio de trabajo en el sitio Apatlaco

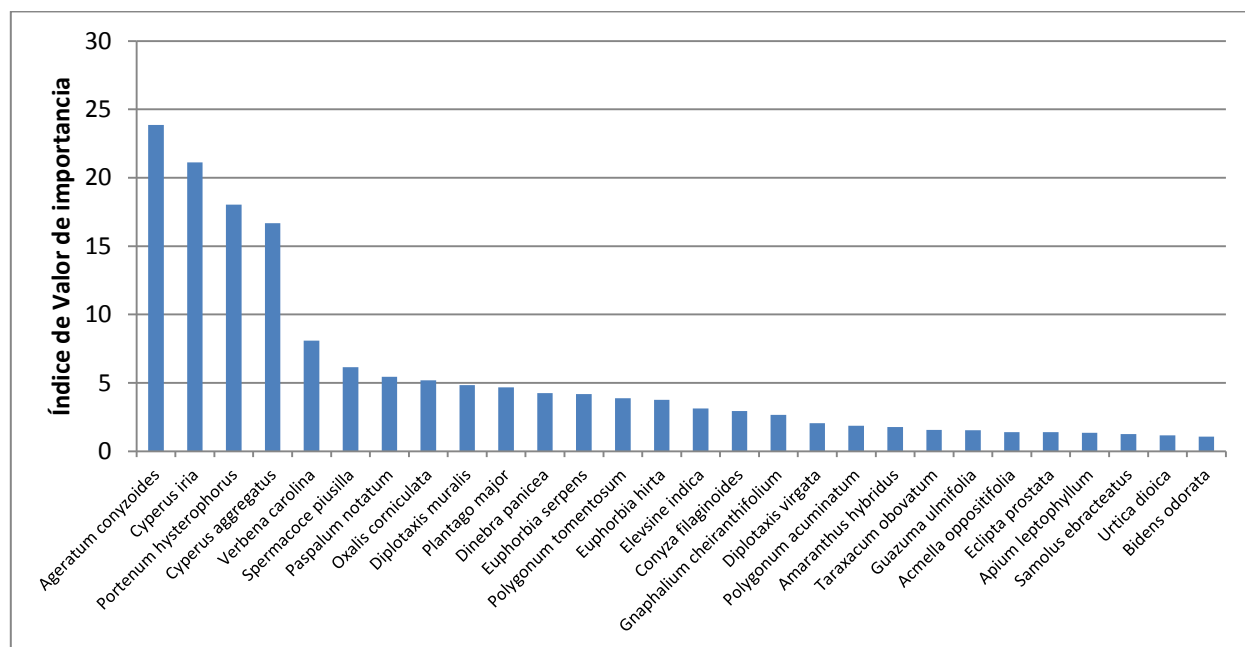
En los transectos de este sitios se localizaron 13 especies de vegetación en pie mayores a 1 cm de DAP, de las cuales *Senna occidentalis*, *Ficus insipida*, *Annona squamosa* y *Ricinus communis* fueron las más frecuentes y la única que se localizó a todas las distancia fue *Senna occidentalis* (tabla 1).

Especie	10	20	30	40	50	Total
<i>Senna occidentalis</i>	1	2	1	2	1	7
<i>Ficus insipida</i>		1	2	1	2	6
<i>Annona squamosa</i>	1	1	2		2	6

<i>Ricinus communis</i>	1	1	1	2	1	6
<i>Inga spuria</i>					4	4
<i>Pithecellobium dulce</i>	1		1	1	1	4
<i>Licanea arborea</i>			2	2		4
<i>Piper leucophyllum</i>	1	3				4
<i>Salix humboldtiana</i>	1		1		1	3
<i>Acacia riparia</i>	1	1				2
<i>Daphnopsis americana</i>				1		1
<i>Leucaena leucocephala</i>		1				1
<i>Ficus tecolotlensis</i>	1					1

Tabla 1. Frecuencia de especies de vegetación en pie, localizadas a diferentes distancias del río

El banco de semillas estuvo dominado por hierbas, el 89 % de las semillas germinadas fueron hierbas, en el caso del sitio de Apatlaco las 5 especies dominantes son hierbas *Ageratum conyzoides*, *Cyperus iria*, *Portenium hysterophorus*, *Cyperus aggregatus* y *Verbena carolina* (Grafica 7).



Grafica 7.- Índice de valor de importancia mayor a 1 de especies del banco de semillas.

Sitio Casahuatlán

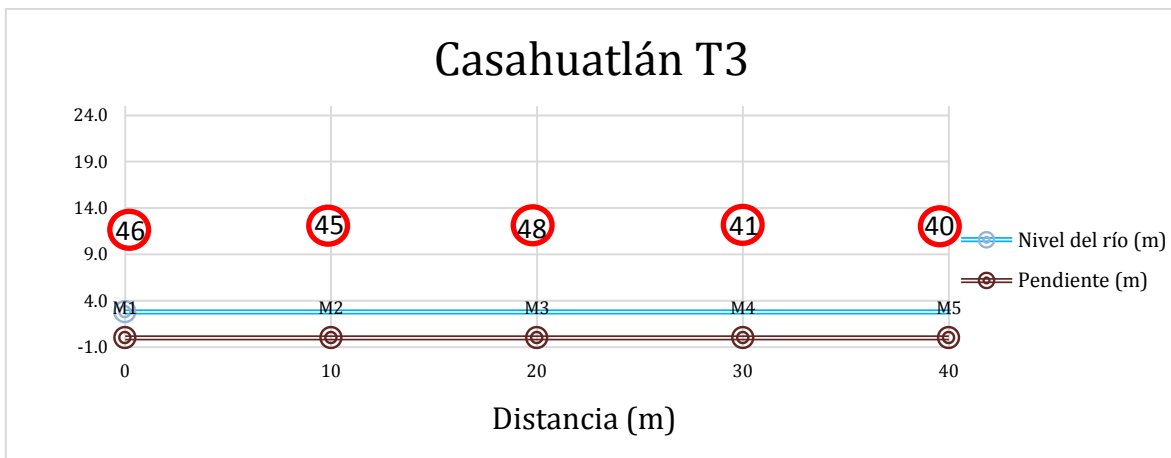
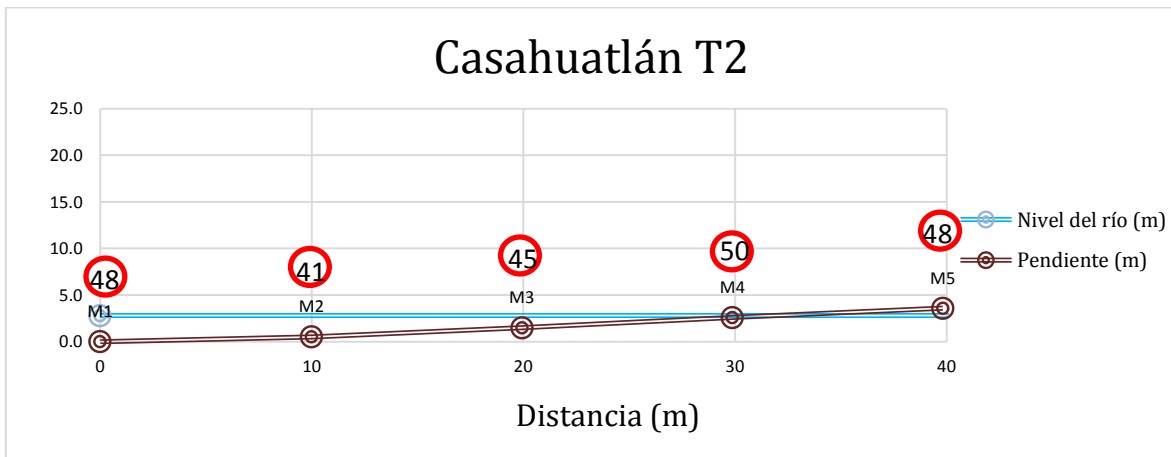
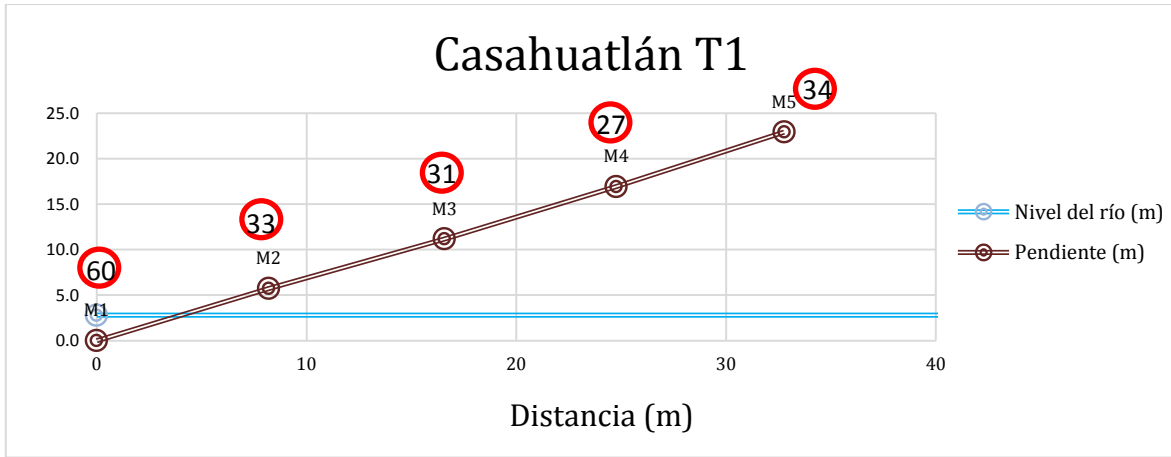
Se encuentra localizado sobre el río del poblado de Casahuatlán en el estado de Morelos. El río se origina en el estado de Guerrero y desemboca al río Amacuzac a la altura de dicho poblado. Es un río con flujo perenne y el sitio se localiza a 3.7 km del río Amacuzac, a una altitud de 985 m.s.n.m. (Fig. 5).



Fig. 5- Sitio Casahuatlán VN (vegetación natural) ZC (zonas de cultivo).

Los transectos de vegetación natural de este sitio varían en su posición. Sin embargo están localizados a pie del río, con una pendiente promedio de 10.6 %. Este río llegó a un nivel máximo de 2.6 m de altura en los dos años de muestreo (Gráfica 8). Los sitios de zona de cultivo se localizan en las islas que se hacen dentro del río, por tal razón en época de lluvias es normal que se inunden por completo.

La relación entre nivel del río y la pendiente, muestra que el transecto 1 de vegetación natural se inunda en época de lluvias hasta la muestra 1 (M1). Sin embargo el transecto 2 se inunda hasta la muestra 4 (M4) y el transecto 3 queda totalmente inundado (Gráfica 8). En el caso de los transectos en zonas de cultivo estos se inundan en su totalidad debido a que están ubicados dentro de las islas que se forman a lo largo del río.



Gráfica 8.- La relación entre pendiente y nivel del río que muestra la altura máxima a la que llego la humedad en los dos años de trabajo. Los círculos rojos muestran en su interior la riqueza del banco de semillas en cada uno de los puntos de muestreo durante los dos años.

El uso de suelo y vegetación del río Casahuatlán está dominado por zonas de cultivo ocupando un 37 %, seguido de selva baja con un 22 % del área trabajada para el uso de suelo. El polígono de vegetación natural en el que se encuentran inmersos los transectos evaluados, es una zona de selva baja con un índice de forma de 0.008. (Fig. 6)

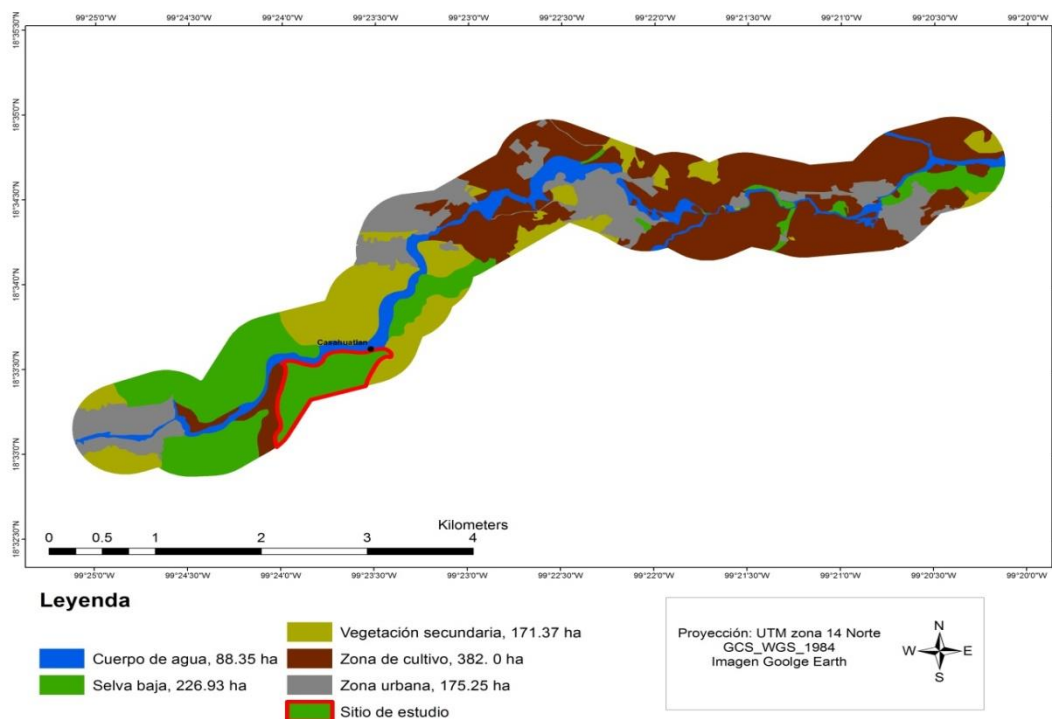


Fig. 6- Mapa de uso de suelo y vegetación del sitio de trabajo en el río Casahuatlán

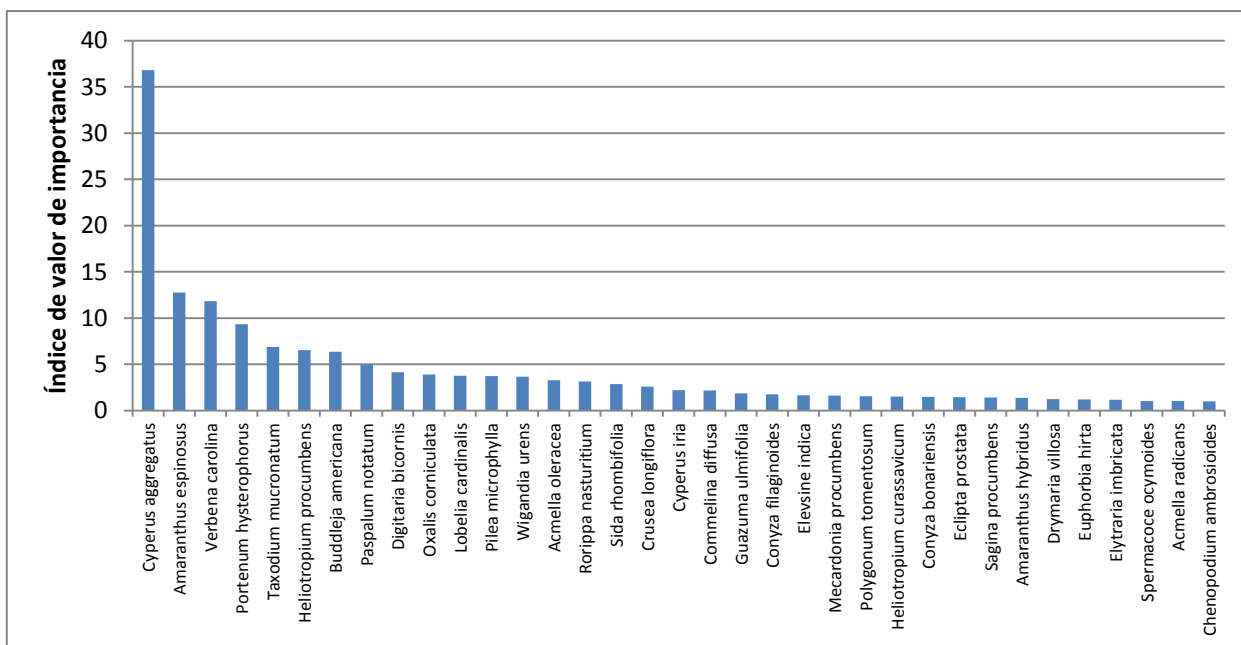
En Casahuatlán se identificaron 12 especies de vegetación leñosa en pie de las cuales, la especie más frecuente fue *Stemmadenia bella*, seguida de *Ficus insipida*, dichas especies se encuentran presentes en las cinco distancias (tabla 2).

Especie	10	20	30	40	50	Total
<i>Stemmadenia bella</i>	1	3	5	2	1	12
<i>Ficus insipida</i>	3	1	1	2	1	8
<i>Salix humboldtiana</i>	2	1	2			5
<i>Leucaena esculenta</i>		1		1		2
<i>Trichilia hirta</i>				1	1	2
<i>Lysiloma divaricata</i>		1			1	2
<i>Guazuma ulmifolia</i>					1	1
<i>Sapindus saponaria</i>					1	1
<i>Hamelia patens</i>				1		1
<i>Tabebuia impetiginosa</i>				1		1

<i>Acacia cochliacantha</i>	1	1
<i>Spondias mombin</i>	1	1

Tabla 2. Frecuencia de especies de vegetación en pie localizadas a diferentes distancias del río

El sitio Casahuatlán está dominado por una especie (*Cyperus aggregatus*) que presenta un alto índice de valor de importancia, después de ella el resto de las especies están equilibradas (Grafica 9).



Grafica 9.- Índice de valor de importancia mayor a 1 de especies del banco de semillas.

Sitio Nexpa

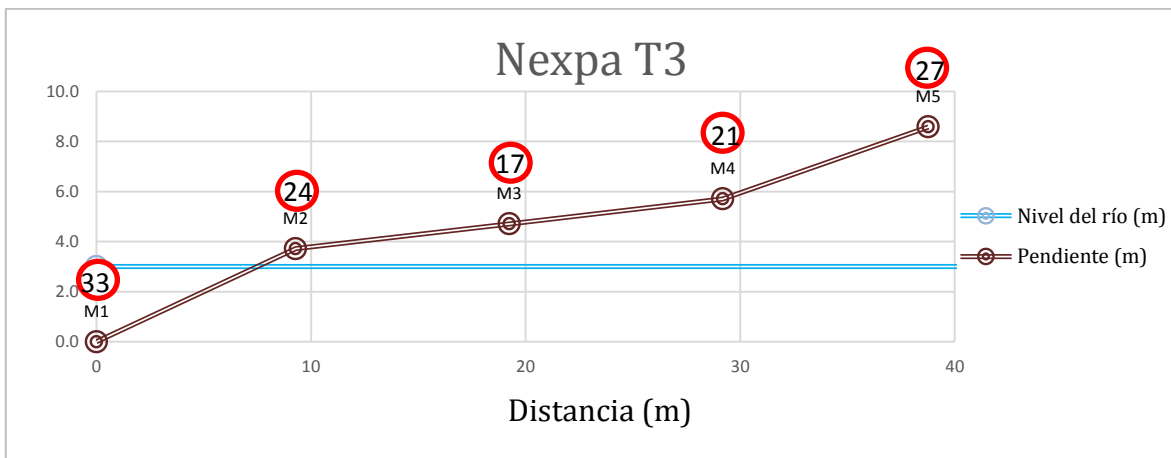
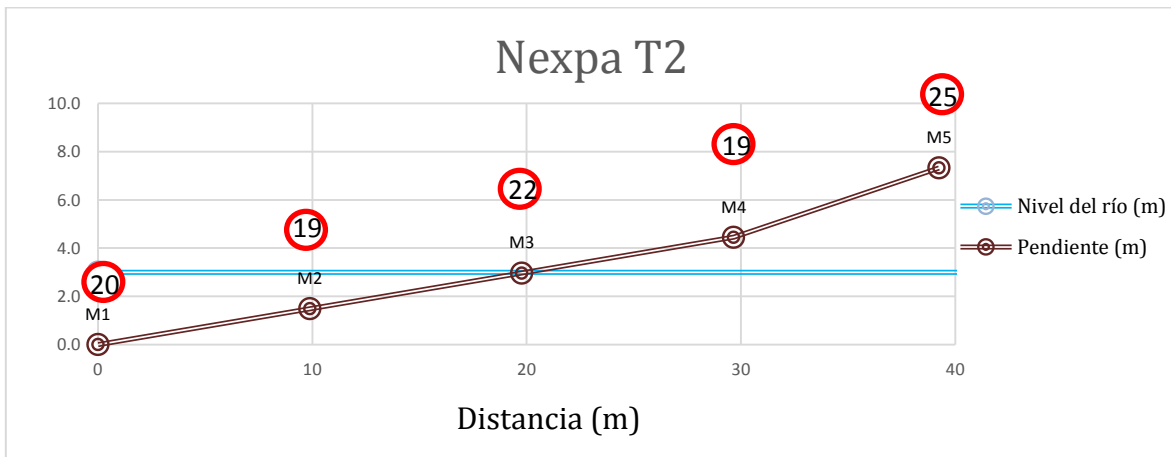
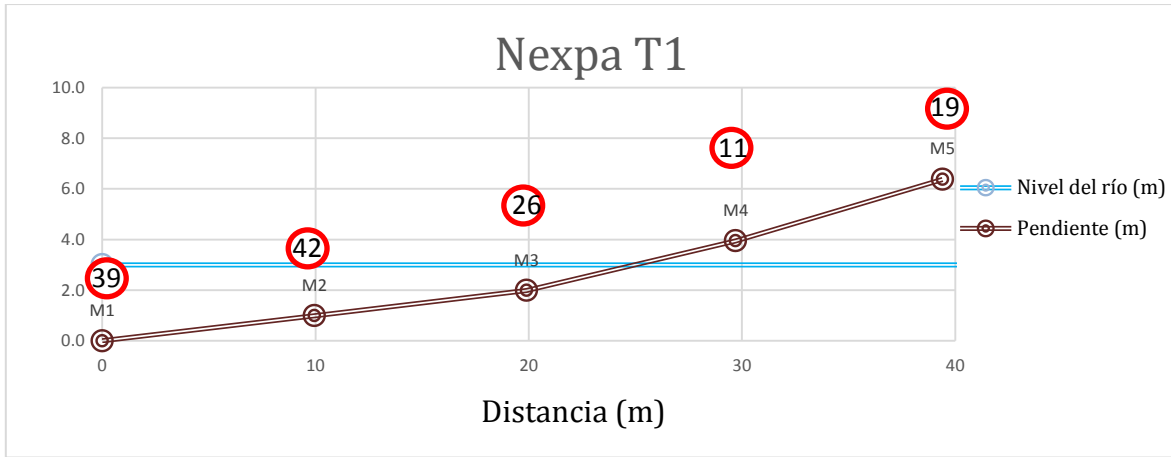
Está localizado sobre el río Cuautla, este desemboca en el río Amacuzac a la altura del poblado de Nexpa en el estado de Morelos. Es un río tributario con flujo perenne, los transectos ubicados en este río se localizan a 1 km del río Amacuzac, a una altitud de 789 m.s.n.m. (Fig. 7).



Fig. 7- Sitio Nexpa, VN (vegetación natural) ZC (zonas de cultivo).

Los transectos de vegetación natural en este sitio están localizados a la orilla del río, como se puede observar en la gráfica 10, la pendiente de cada uno es variada, en promedio tienen una pendiente de 9.6 %. Este río llegó a un nivel máximo de tres metros de altura. Los transectos localizados en zona de cultivo son totalmente planos sin embargo están a cinco metros de alto del río.

La relación del nivel del río y la pendiente, muestran que los transectos con vegetación natural 1 y 2 fueron inundados solo hasta la muestra 3 (M3). Sin embargo el transecto 3 fue inundado solo hasta la muestra 1 (M1), el resto nunca se inundó en los dos años de muestreo (Gráfica 10). Los transectos de zona de cultivo no se inundaron en la época de estudio.



Gráfica 10.- La relación entre pendiente y nivel del río que muestra la altura máxima a la que llego la humedad en los dos años de trabajo. Los círculos rojos muestran en su interior la riqueza del banco de semillas en cada uno de los puntos de muestreo durante los dos años.

El uso de suelo del río Cuautla en el poblado de Nexpa está dominado por vegetación secundaria ocupado el 51 % del área trabajada para el uso de suelo, seguido de zonas de cultivo con el 30 % y la selva baja caducifolia únicamente ocupa el 6.5 % (Fig.8).

El polígono de vegetación natural en el que se encuentran inmersos los transectos evaluados, es una zona de vegetación secundaria con un índice de forma de 0.051.

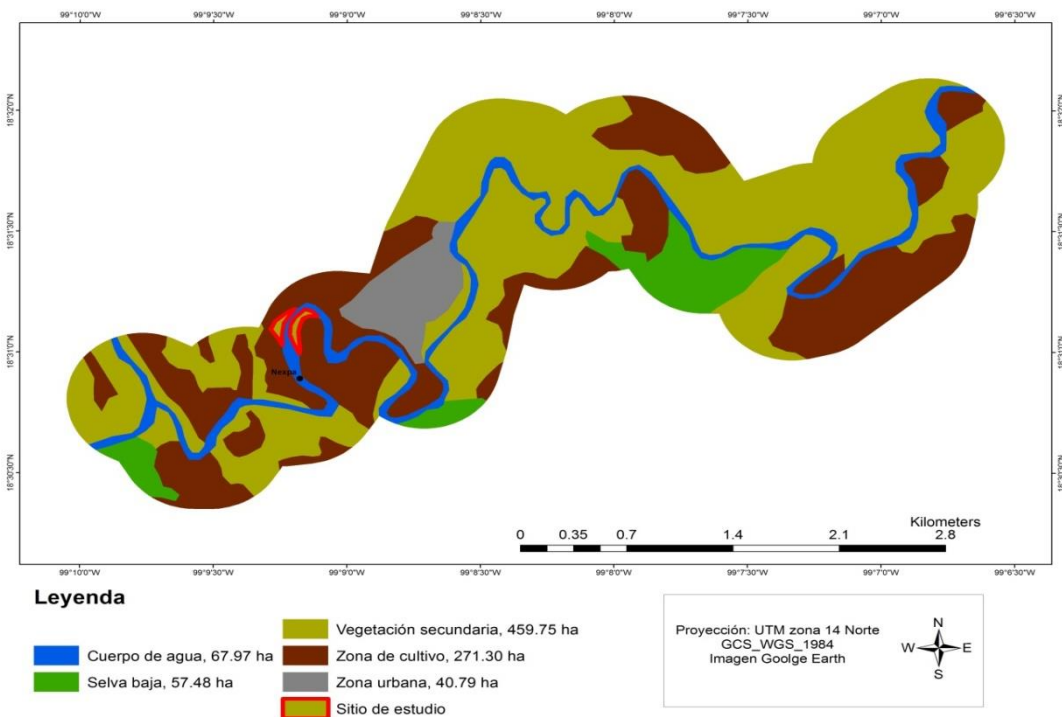


Fig. 8- Mapa de uso de suelo y vegetación del sitio de trabajo en el río Cuautla en el poblado de Nexpa

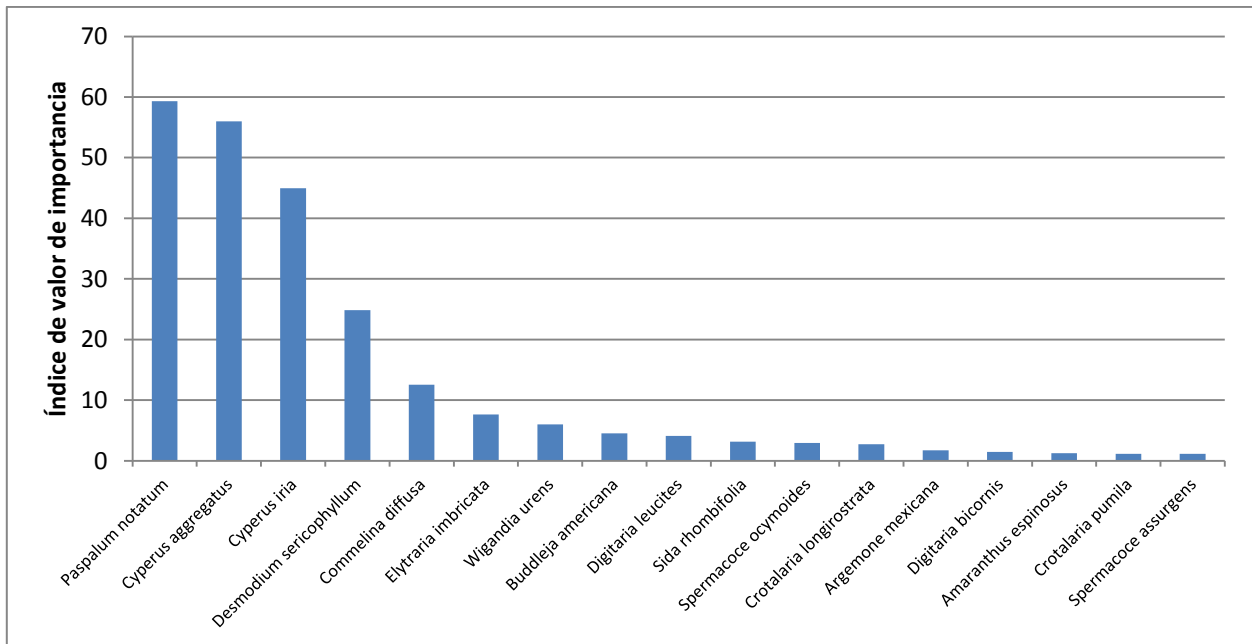
En Nexpa se identificaron un total de 13 especies leñosas de vegetación en pie, de las cuales ninguna fue localizada en todas las distancias al río, sin embargo las más frecuentes fueron *Acacia riparia* y *Prosopis laevigata*, seguidas de *Gliricidia sepium* (tabla 3).

Especie	10	20	30	40	50	Total
<i>Acacia riparia</i>				2	5	7
<i>Prosopis laevigata</i>	2	3	1	1		7
<i>Gliricidia sepium</i>		1	1	1	3	6
<i>Acacia cochliacantha</i>			1	2	1	4
<i>Lysiloma acapulcensis</i>	1		2			3
<i>Ziziphus amole</i>		1			1	2
<i>Acacia farnesiana</i>	1	1				2
<i>Cyrtocarpa procera</i>					1	1

<i>Stemmadenia bella</i>	1	1
<i>Mimosa polyantha</i>	1	1
<i>Senna wislizenni</i>	1	1
<i>Ficus insipida</i>	1	1
<i>Pithecellobium dulce</i>	1	1

Tabla 3. Frecuencia de especies localizadas a diferentes distancias del río

El sitio Nexpa está dominado por 4 especies que presentan un alto índice de valor de importancia, tales como *Paspalum notatum*, *Cyperus aggregatus*, *Cyperus iria* y *Desmodium sericophyllum* (Grafica 11).



Grafica 11.- Índice de valor de importancia mayor a 1 de especies del banco de semillas.

Sitio Agua Salada

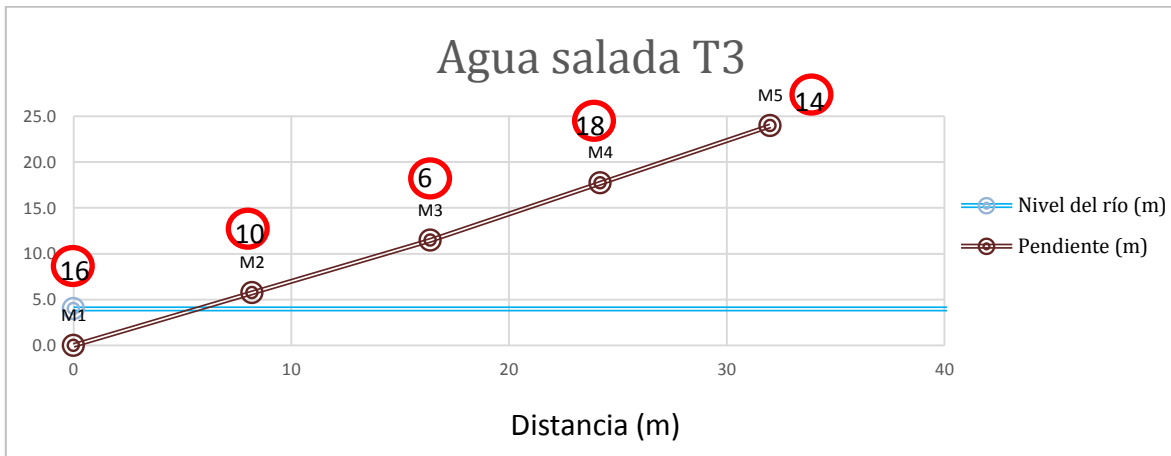
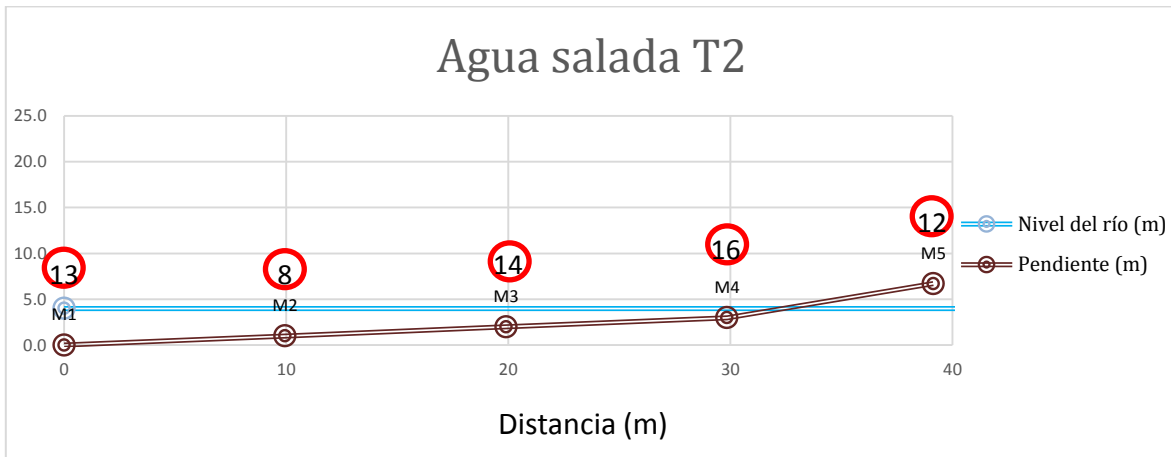
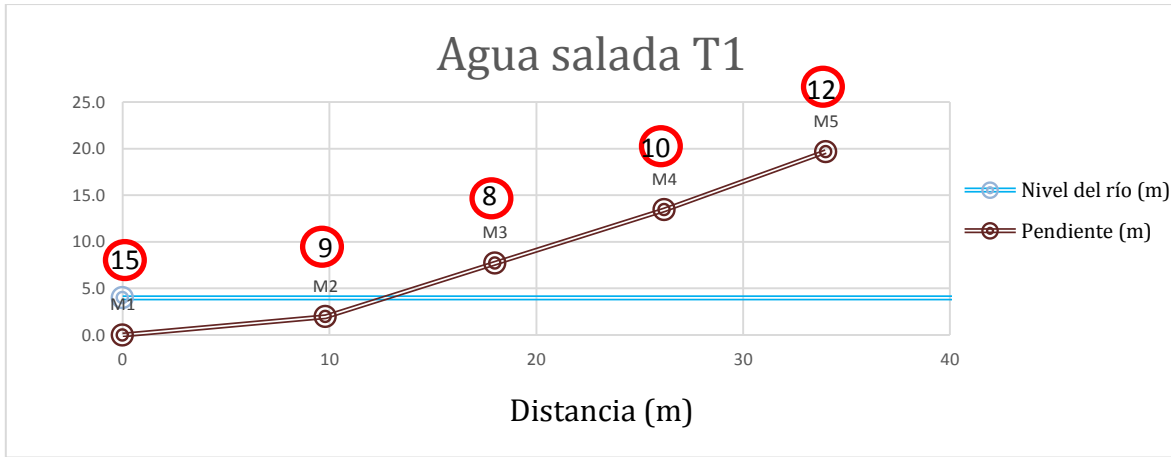
Está localizado sobre el río Agua Salada, este sitio está situado dentro de la reserva de la biosfera Sierra de Huautla, es un río que se origina en el estado de Guerrero, con caudal intermitente, sin embargo en época de secas mantiene pozas permanentes, dada la gran cantidad de manantiales localizados en la parte baja del río. Los transectos se localizan aproximadamente a 1.5 km a distancia del río Amacuzac, a una altitud de 771-802 m.s.n.m. (Fig. 9).



Fig.9- Sitio Agua Salada, VN (vegetación natural) ZC (zonas de cultivo).

Los transectos de vegetación natural de este sitio inician en la orilla del río, en general tienen una pendiente pronunciada (gráfica 12), en promedio de 21.6 % de pendiente. Los transectos de la zona de cultivo son planos a 1.5 metros del río. Este río llegó a un nivel máximo de 4 m de altura.

Al correlacionar el nivel del río y la pendiente, de los transectos con vegetación natural el 1 fue inundado hasta la muestra 2 (M2), el transecto 3 inundo solo la muestra uno (M1) debido a la pendiente pronunciada. Sin embargo el transecto 2 fue inundado casi en su totalidad hasta la muestra 4 (Gráfica 12). En el caso de los transectos en zonas de cultivo el segundo año fueron inundados por completo.



Gráfica 12.- la relación entre pendiente y nivel del río que muestra la altura máxima a la que llegó la humedad en los dos años de trabajo. Los círculos rojos muestran en su interior la riqueza del banco de semillas en cada uno de los puntos de muestreo durante los dos años.

El uso de suelo del río agua salada está dominado por vegetación secundaria, seguido de selva baja la suma de las dos representan el 73 % del área trabajada para el uso de suelo. Las zonas de cultivo ocupan el 21 % del área trabajada para el uso de suelo. (Fig.10)
 El polígono de vegetación natural en el que se encuentran inmersos los transectos evaluados, es una zona de vegetación secundaria con un índice de forma de 0.007.

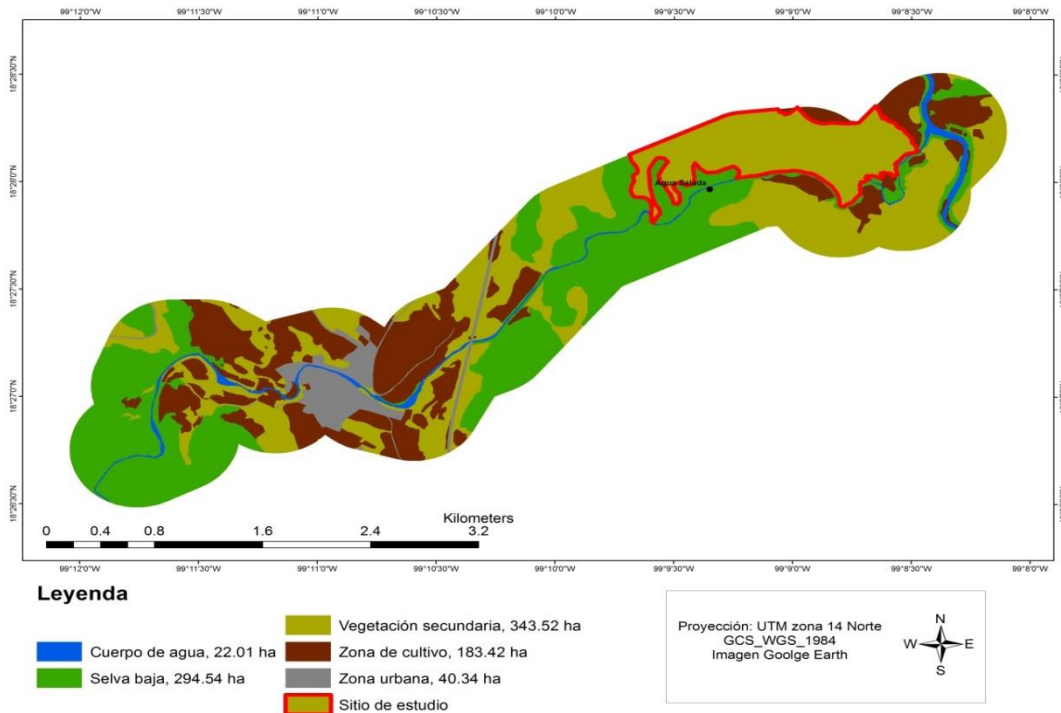


Fig.10- Mapa de uso de suelo y vegetación del sitio de trabajo en el sitio agua salada

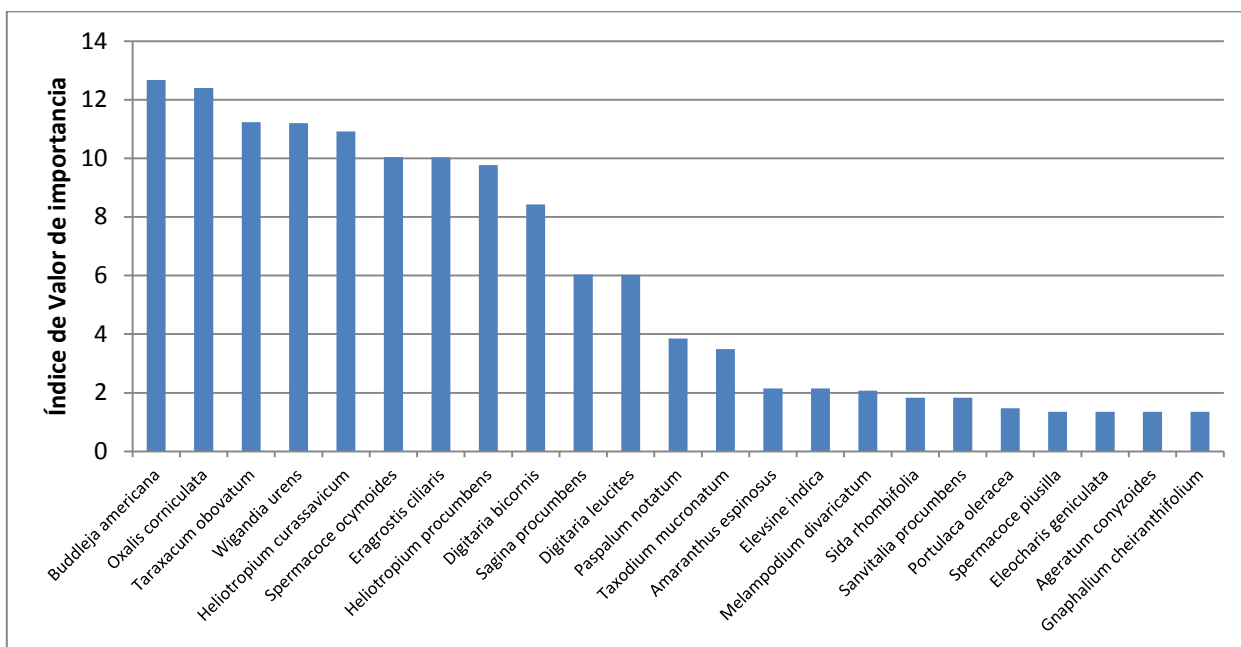
La vegetación en pie del sitio agua salada está conformada por 19 especies, siendo las más frecuentes *Acacia riparia* y *Stemmadenia bella* sin embargo ninguna de las especies fue localizada en todas las diferentes distancias al río (tabla 4).

Especie	10	20	30	40	50	Total
<i>Acacia riparia</i>		2	4	2	3	11
<i>Stemmadenia bella</i>		1	4	2	3	10
<i>Daphnopsis americana</i>	4					4
<i>Lysiloma tergemina</i>			1	1	1	3
<i>Cyrtocarpa procerca</i>				2	1	3
<i>Bursera grandifolia</i>	1	1			1	3
<i>Tabebuia impetiginosa</i>		1			2	3
<i>Lysiloma acapulcensis</i>	1	1	1			3
<i>Annona squamosa</i>		1	2			3
<i>Diphysa robinoides</i>	1			1		2

<i>Ziziphus amole</i>	1	1	2
<i>Ficus insipida</i>	2		2
<i>Cedrela oaxacensis</i>		1	1
<i>Bumelia obtusifolia</i>		1	1
<i>Lysiloma divaricata</i>		1	1
<i>Pisonia aculeata</i>		1	1
<i>Swietenia humilis</i>	1		1
<i>Licania arborea</i>	1		1
<i>Pterocarpus orbiculatus</i>	1		1

Tabla 4. Especies de vegetación en pie, localizadas dentro de cada rango de distancia al río

El sitio Agua salada es bastante equilibrado según el índice de valor de importancia, no resalta alguna especie dominante (Grafica 13).



Grafica 13.- Índice de valor de importancia mayor a 1 de especies del banco de semillas.

Sitio Río Seco

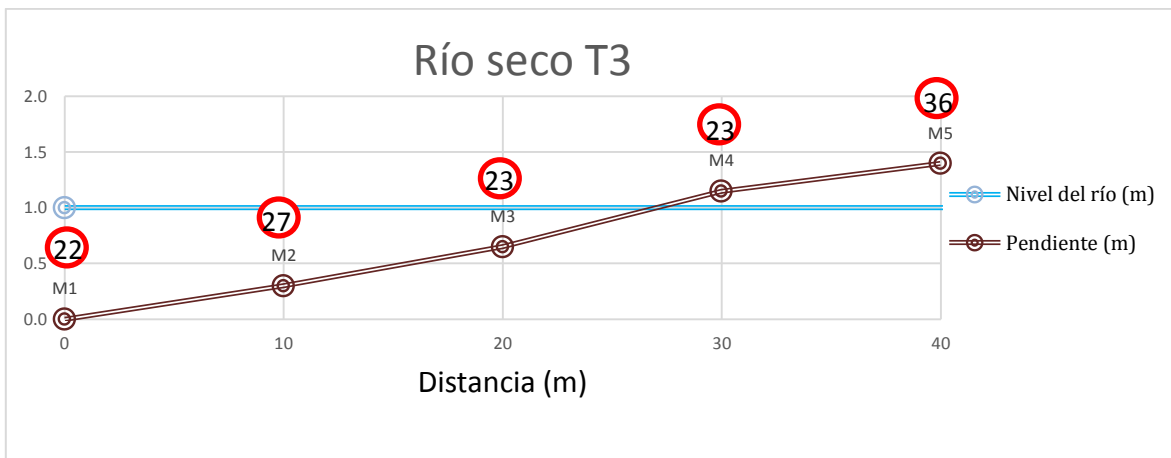
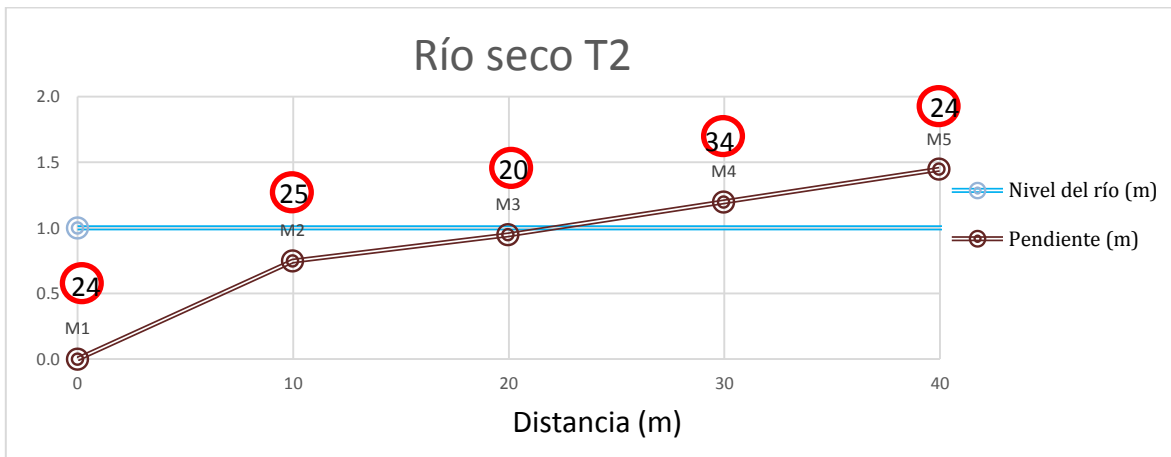
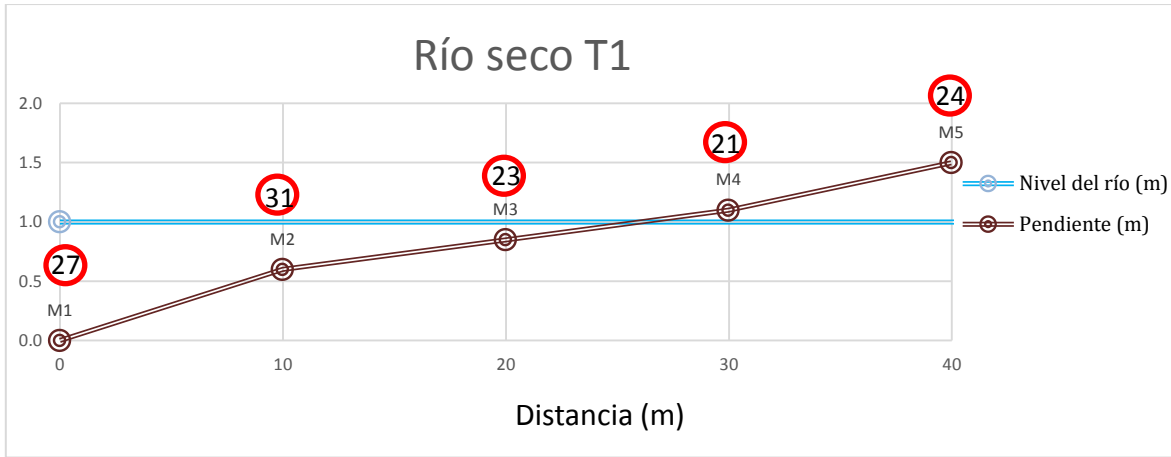
Está localizado en Río Seco, río que se origina en el estado de Guerrero y desemboca en río Amacuzac a la altura del poblado del Estudiante, en el estado de Morelos. Es un tributario con flujo intermitente a 1.5 km del río Amacuzac (Fig. 11), a una altitud de 880 m.s.n.m.



Fig. 11- Sitio Seco, VN (vegetación natural) ZC (zonas de cultivo).

Los transectos de vegetación natural están localizados a unos dos metros de distancia del río, con una pendiente promedio de 1.3 %. Este río llegó a un nivel máximo de 0.9 m de altura (Gráfica 14). Los transectos de zona de cultivo son totalmente planos y se localizan a una distancia de 2.5 m del río a una altura de 1.7 m.

La relación entre el nivel del río y la pendiente, los tres transectos con vegetación natural se inundan en época de lluvias hasta la muestra 3 (M3) el resto queda seco aun en época de lluvias (Gráfica 14). En el caso de los transectos en zonas de cultivo los transectos no se inundaron en la temporada en la que se llevó a cabo el estudio.



Gráfica 14.- La relación entre pendiente y nivel del río que muestra la altura máxima a la que llegó la humedad en los dos años de trabajo. Los círculos rojos muestran en su interior la riqueza del banco de semillas en cada uno de los puntos de muestreo durante los dos años.

El uso de suelo y vegetación de río seco está dominado por zonas de cultivo (46 %) seguido de vegetación secundaria (34 %), el área trabajada para el uso de suelo y vegetación no presentó polígonos de zonas urbanas (Fig.12)

El polígono de vegetación natural en el que se encuentran inmersos los transectos evaluados, es una zona de vegetación secundaria con un índice de forma de 0.012.

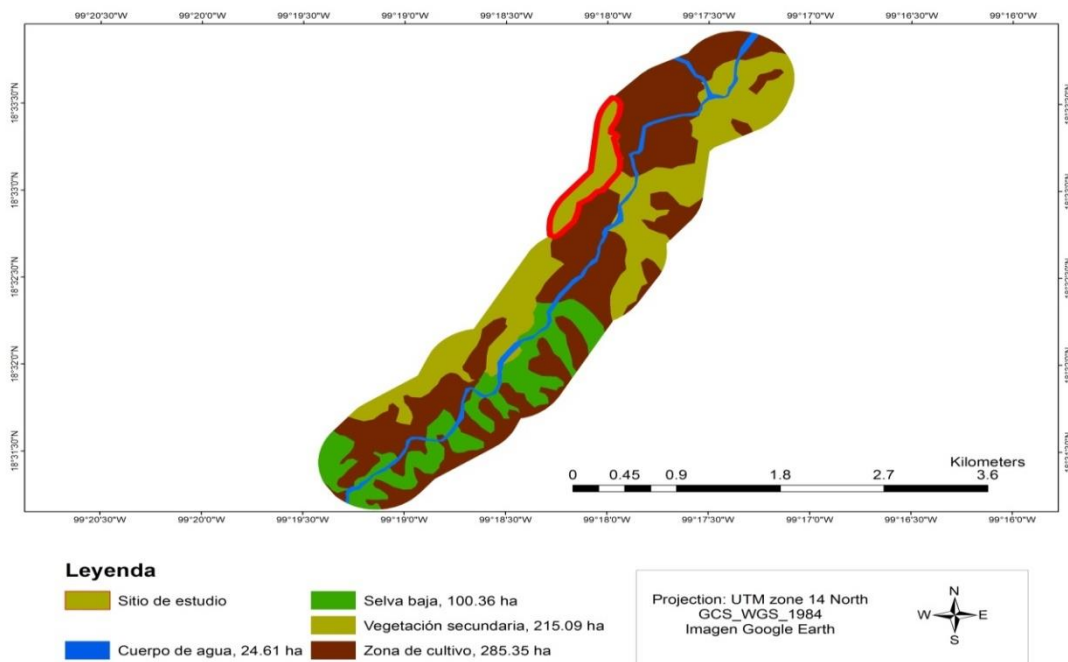


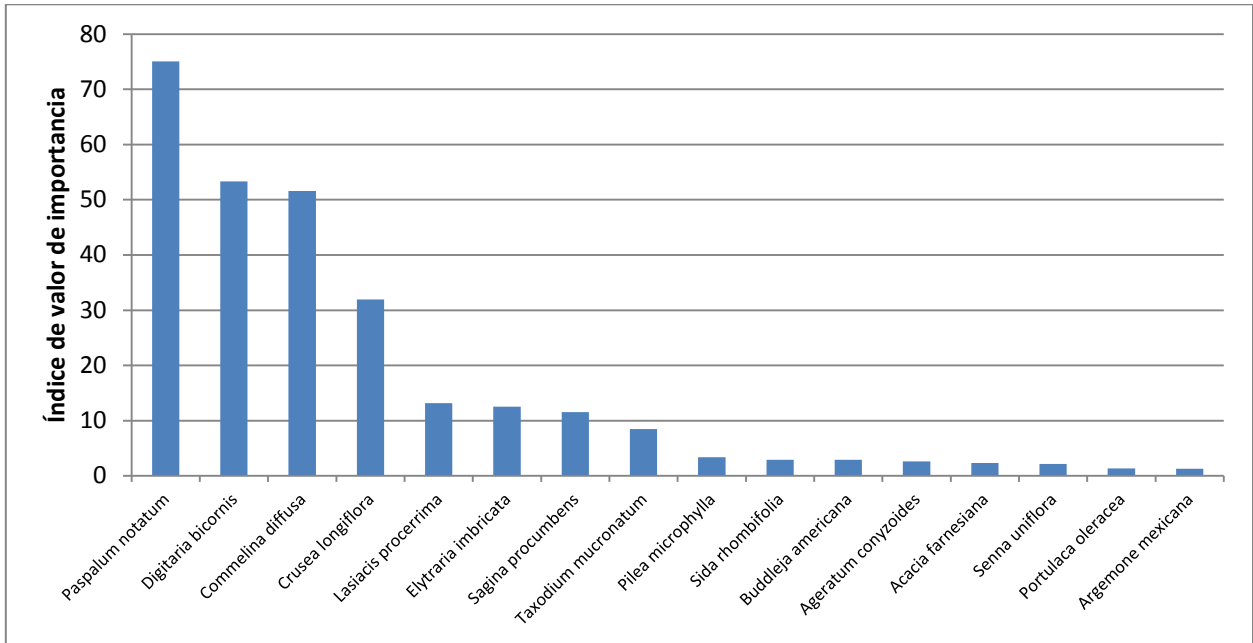
Fig. 12- Mapa de uso de suelo y vegetación del sitio de trabajo en el río Seco.

La vegetación en pie del río seco está conformada por cinco especies, siendo las más dominantes *Acacia cochliacantha*, *Acacia farnesiana* y *Astianthus viminalis*, solo *Acacia cochliacantha* fue localizada en todas las diferentes distancias al río (tabla 5).

Especie	10	20	30	40	50	Total
<i>Acacia cochliacantha</i>	3	5	7	9	4	28
<i>Acacia farnesiana</i>	1	6	1		6	14
<i>Astianthus viminalis</i>	5		3	2		10
<i>Pithecellobium dulce</i>	1	1				2
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	1					1

Tabla 5. Especies de vegetación en pie, localizadas dentro de cada rango de distancia al río

El sitio Río seco está dominado por 4 especies que presentan un alto índice de valor de importancia, tales como *Paspalum notatum*, *Digitaria bicornis*, *Commelina diffusa* y *Crusea longiflora* (Grafica 15).



Grafica 15.- Índice de valor de importancia mayor a 1 de especies del banco de semillas.

Sitio Zoofari

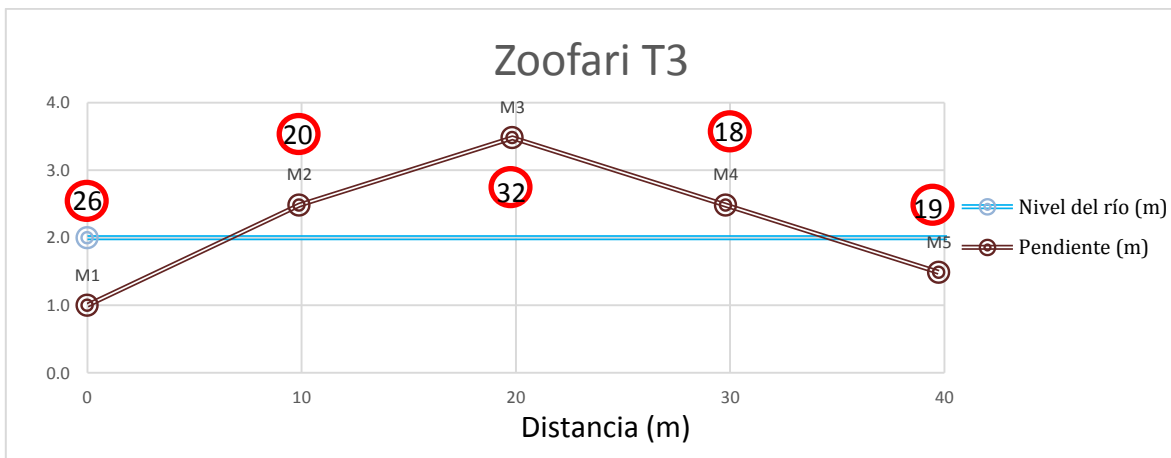
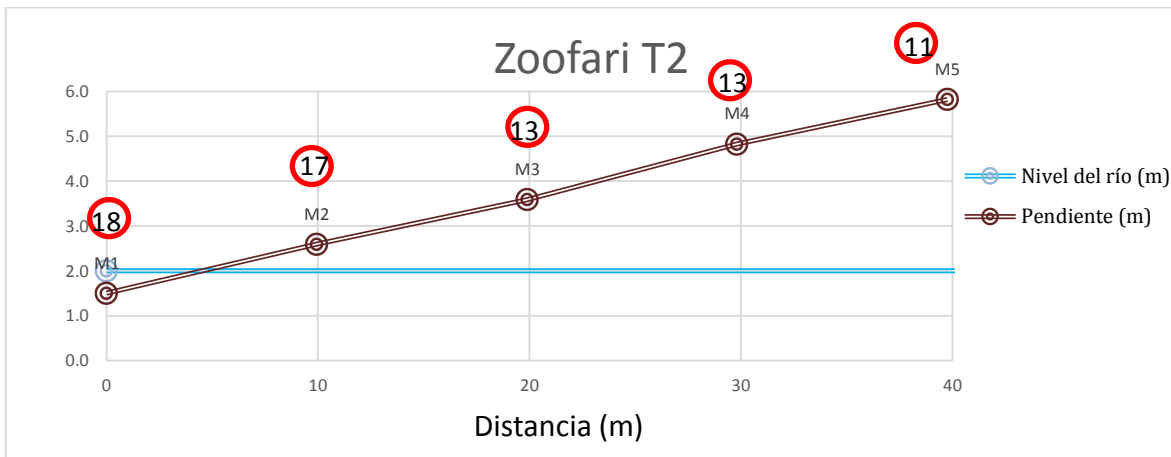
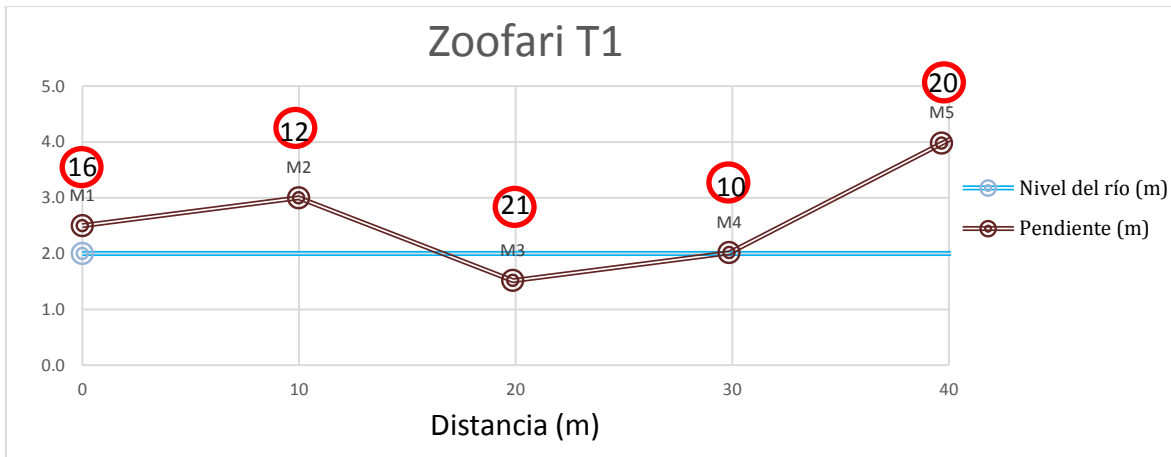
Está localizado sobre el río Chontacoatlán, río que atraviesa las grutas de Cacahuamilpa, éste desemboca en el río Amacuzac a la altura del parque recreativo Zoofari. Es un río con flujo intermitente a 1.4 km del río Amacuzac, a una altitud de 950 m.s.n.m. (Fig.13)



Fig. 13- Sitio Zoofari, VN (vegetación natural) ZC (zonas de cultivo).

Los transectos de vegetación natural se localizan a pie del río, con una pendiente promedio de 2.2 %. Este río llegó a un nivel máximo de 2 m de altura. Los transectos de la zona de cultivo se localizan a 5 m de distancia y 1.2 m de alto (gráfica 16).

La relación entre el nivel del río y la pendiente, los 3 transectos con vegetación natural se inundan en época de lluvias hasta los 20 m, debido a la pendiente pronunciada (Gráfica 16). En el caso de los transectos en zonas de cultivo los transectos no se inundan en época de lluvias aunque no presentan pendiente pronunciada.



Gráfica 16.- La relación entre pendiente y nivel del río que muestra la altura máxima a la que llegó la humedad en los dos años de trabajo. Los círculos rojos muestran en su interior la riqueza del banco de semillas en cada uno de los puntos de muestreo durante los dos años.

El uso de suelo y vegetación del río en Zoofari está dominado por vegetación secundaria (40 %), seguido de selva baja que ocupa el 25 % y las zonas de cultivo ocupan el 17 % del área trabajada para el uso de suelo. (Fig.14)

El polígono de vegetación natural en el que se encuentran inmersos los transectos evaluados, es una zona de vegetación secundaria con un índice de forma de 0.014.

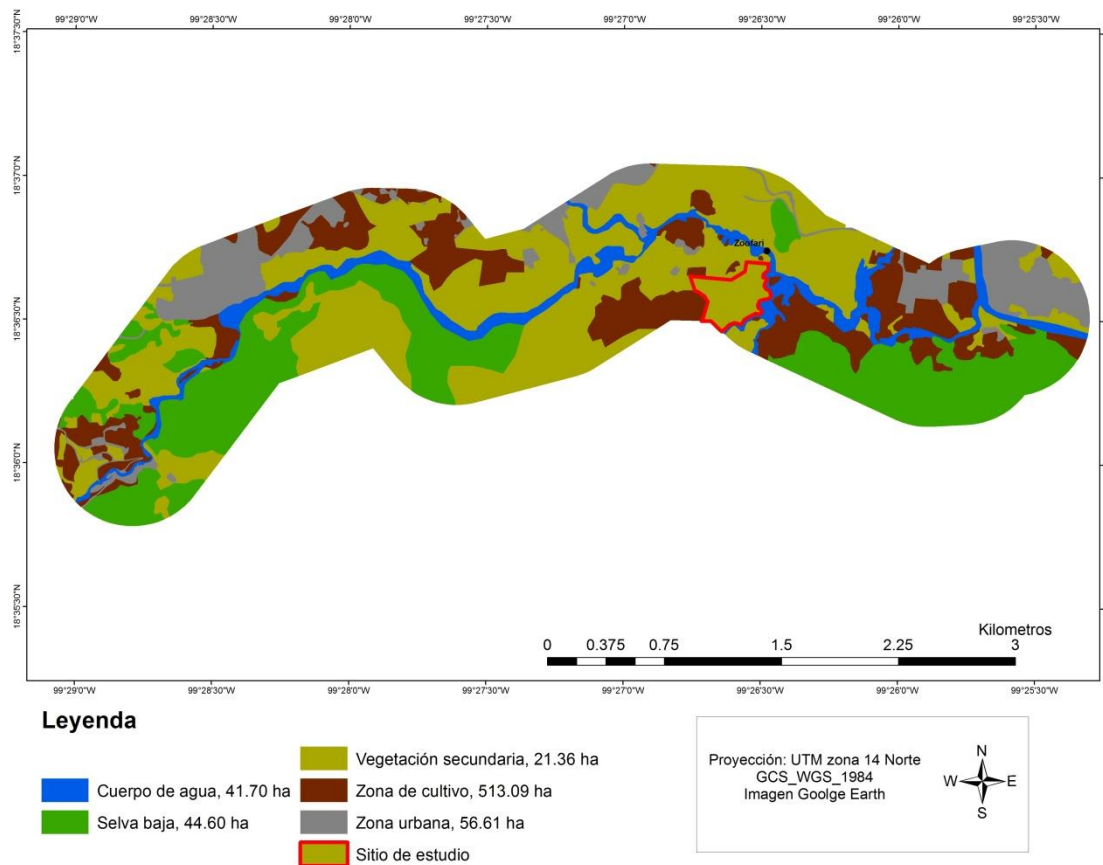


Fig. 14- Mapa de uso de suelo y vegetación del sitio de trabajo en el sitio de estudio Zoofari

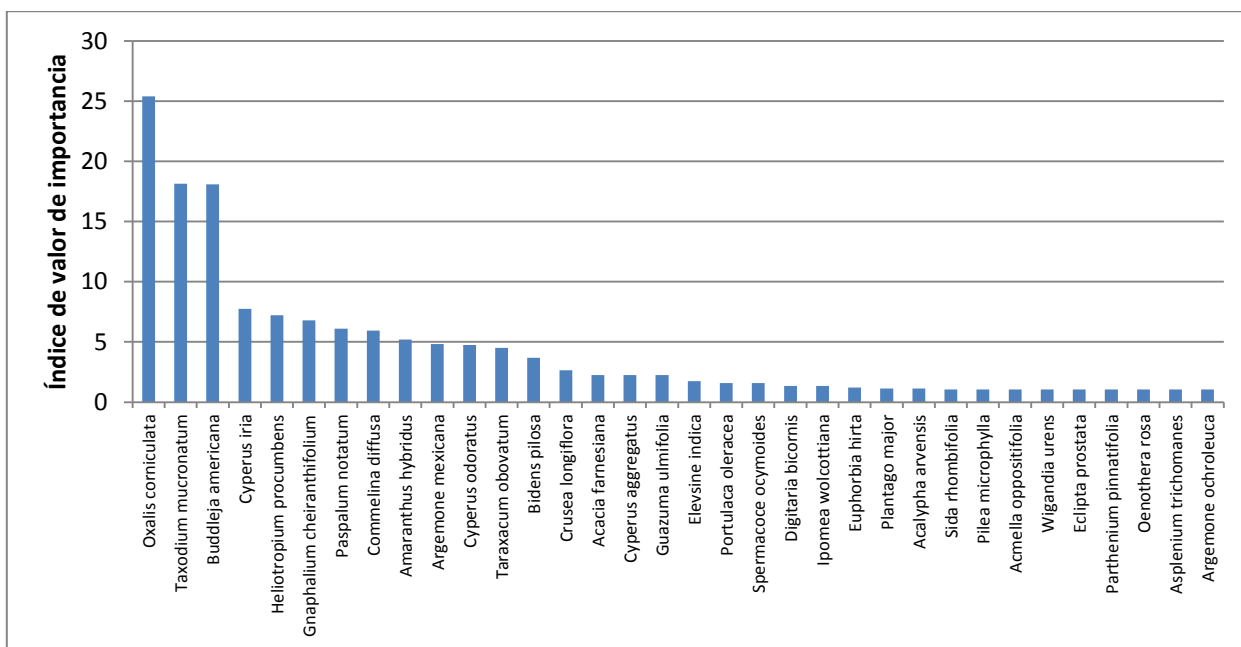
La vegetación leñosa en pie del sitio Zoofari está conformada por 20 especies, siendo las más frecuentes *Annona squamosa*, *Guazuma ulmifolia* y *Astianthus viminalis* (tabla 6).

Especie	10	20	30	40	50	Total
<i>Annona squamosa</i>	2	2	1	2		7
<i>Guazuma ulmifolia</i>	2		3	1		6
<i>Astianthus viminalis</i>	1	3				4
<i>Lysiloma divaricata</i>			1		1	2
<i>Diphysa robinoides</i>					1	1
<i>Gyrocarpus jatropholius</i>					1	1
<i>Leucaena esculenta</i>					1	1

<i>Stemmadenia bella</i>	1	1
<i>Swietenia humilis</i>	1	1
<i>Alvaradoa amorphoides</i>	1	1
<i>Haematoxylon brasiletto</i>	1	1
<i>Heliocarpus pallidus</i>	1	1
<i>Ipomea murucoide</i>	1	1
<i>Bunchosia canescens</i>	1	1
<i>Cascabela ovata</i>	1	1
<i>Ceiba pentandra</i>	1	1
<i>Tournefortia hirsutissima</i>	1	1
<i>Acacia cochliacantha</i>	1	1
<i>Ficus insipida</i>	1	1
<i>Sapium macrocarpum</i>	1	1

Tabla 6. Especies de vegetación en pie, localizadas dentro de cada rango de distancia al río

El sitio Zoofari está dominado por 3 especies que presentan un alto índice de valor de importancia, tales como *Oxalis corniculata*, *Taxodium mucronatum* y *Buddleja americana* (Grafica 17).



Grafica 17.- Índice de valor de importancia mayor a 1 de especies del banco de semillas.

Discusión y conclusiones

Los seis sitios de estudio son diferentes física y ambientalmente, esto confirma la teoría que las selvas secas caducifolias presentan una gran heterogeneidad en el interior (Trejo y Dirzo, 2000). Las selvas secas son ecosistemas muy accidentados, con pendientes pronunciadas. Las zonas montañosas de estos ecosistemas han permitido un cambio de uso de suelo menos pronunciado, dado que es difícil cultivar y pastorear el ganado (Serra et al., 2003). Algunos estudios usan la pendiente como un factor para medir la perturbación, estableciendo que sitios con mayor pendiente están menos perturbados (Muñoz et al., 2003), la pendiente es una característica importante en la conservación de los ecosistemas.

En este caso los sitios con mayor pendiente fueron Río Agua Salada y Casahuatalán en contraste con el sitio Apatlaco que es totalmente plano. Los sitios con efecto de forma mayor fueron los de Nexpa y Apatlaco, lo que indica que los polígonos donde se colocaron los transectos tienen un mayor efecto de borde y en consecuencia una mayor perturbación. El tamaño reducido de los fragmentos en el caso del sitio Apatlaco se relaciona con una mayor perturbación antropogénica y subsecuente contaminación (Bolongaro et al., 2006), además de ser una zona que está ocupada en su mayoría por zonas de cultivo.

La altura del agua a la que llegaron los sitios de estudio durante estos dos años es baja, dado que están inmersos en un ecosistema de selva baja caducifolia. En época de lluvias la diferencia del nivel del río mayor alcanzado fue de 4 m de altura (Agua salada y Apatlaco). Sin embargo estos dos ríos presentan características diferentes. Agua Salada es un río intermitente, que mantiene pozas de agua durante todo el año gracias a una gran cantidad de manantiales presentes en su cauce. Además es la zona con mayor vegetación conservada de los 6 sitios evaluados. Por el contrario el sitio Apatlaco es de flujo perenne y las zonas de cultivo son las que dominan el paisaje. Existen estudios que señalan que los ríos que se encuentran en zonas perturbadas son más caudalosos gracias a que no existe la vegetación necesaria a su alrededor para retener la lluvia suficiente, lo que origina una mayor escorrentía, una menor evapotranspiración y un mayor caudal (Chávez, 2012) lo que explicaría el alto nivel de agua es el caso del río Apatlaco.

En el caso del Agua salada las aportaciones subterráneas y el hecho que la cuenca del río es de gran tamaño (Reyes Amaya, 2018), podrían explicar el tamaño del caudal del río en la zona de estudio.

El resto de ríos estudiados presentaron niveles del agua entre 0.9 y 3 m de alto en época de lluvias lo que indica que los ríos son poco caudalosos, aun cuando sean de flujo perennes como es el caso de Casahuatlán y Nexpa. Río Seco es de los seis sitios el más seco en cuanto a agua superficial se refiere.

Los seis sitios de estudio tienen usos de suelo distintos pero en todos, el cambio se hace de zonas con vegetación natural a zonas de cultivo principalmente caña de azúcar, maíz, frijol, sorgo, avena, cebolla (<http://www.inegi.org.mx>). Este es el principal factor de deforestación en la zona (Mahar y Scheneider, 1994). Sin embargo el banco de semillas del suelo de plantas leñosas no se ha visto disminuido por dicha condición, el cambio de uso de suelo tiene un efecto significativo sobre el banco de semillas de herbáceas que son influenciadas por plantas exóticas introducidas por los cultivos (Capítulo 3)

Las zonas de cultivo fueron el uso de suelo dominante en Apatlaco, Río Seco y Casahuatlán. Al diferencia de Agua Salada y Zoofari donde la selva baja y la vegetación secundaria son dominantes. En particular la zona del río Agua Salada difiere de los otros cinco sitios de estudio; debido a que la parte baja del río es un ecosistema dependiente de agua subterránea, la cual es de gran valor en época de secas, por los nutrientes y la humedad continua que esta aporta al ecosistema (Reyes, 2018). Este río presenta las pendientes más pronunciadas, el mayor porcentaje de selva baja (conservada y vegetación secundaria) y presenta el menor valor de índice de forma del polígono muestreado, lo que indicaría que de todos nuestros sitios es el más conservado.

En cuanto a la vegetación en pie *Astianthus viminalis* parece ser una especie representativa de ríos intermitentes, sin embargo está reportada como una especie que crece a la orilla de ríos perennes (Meckes, Garduño-Ramírez, Marquina, y Álvarez, 2001). *Acacia farnesiana*, aun cuando fue localizada en río intermitentes y perennes, los pocos individuos localizados en ríos perennes se localizaron en las distancias lejanas del río. En el caso de *Guazuma ulmifolia* parece ser una especie de zonas con poca agua (laderas o ríos intermitentes) dado que la mayor cantidad de individuos fueron encontrados en ríos intermitentes y el único localizado en un río perenne fue encontrado a los 40 m de la orilla.

Acacia farnesiana es una especie reportada para zonas perturbadas y abiertas, orillas de caminos, ríos, zonas de cultivo (Rodríguez et al., 2013) en el caso de *Guazuma ulmifolia* se

localiza en mismas zonas abiertas, secas, orillas de caminos y ríos (Muñoz y Almaguer, 2004; Orozco-Lugo et al., 2008)

En el caso de las especies que prefirieron ríos perennes en su totalidad se encontraron *Salix humboldtiana*, *Prosopis laevigata*, *Senna occidentalis*, *Gliricidia sepium* y *Ricinus communis*. Otras especies como *Ficus insipida* se localizó en mayormente en ríos perennes y los pocos individuos localizados en ríos intermitentes fueron encontrados a 20 m de la orillas del río, lo mismo ocurre con *Pithecellobium dulce*. Todas estas especies han sido reportadas en otros trabajos como especies ligadas a cuerpos de agua, pioneras en este tipo de ambientes inundados (Bó y Malvárez, 1990; Durán, Meave, Lott, y Segura, 2006; Meave, Flores-Rodríguez, Pérez-García, y Antonio, 2012; Ochoa-Gaona et al., 2018; Piedade, Ferreira, y Franco, 2010; Torres, 2012).

La riqueza de especies en el banco de semillas por transecto en cada uno de los puntos de muestreo indican que la composición de especies requiere investigación a detalle, pareciera que las zonas que se inundan y las que quedan secas durante todo el año presentaran riquezas importantes, que seguramente tienen una composición diferente. Por otro lado, los sitios que se inundan por completo presentan riquezas homogéneas reforzando la teoría del efecto homogeneizador de otros trabajos en zonas similares (Richter y Stromberg, 2005)

Por el índice de valor de importancia del banco de semillas pareciera que la mayoría de los sitios tienen presentan dominancia por alguna especie en particular y esto es característico de sitios con etapas sucesionales o tempranas o ambientes desfavorables (Magurran, 1988) sin embargo el sitios de Agua salada es más homogéneo, esto podría deberse al nivel de conservación de este sitio en particular.

Los ríos tributarios (intermitentes y perennes) en las selvas bajas son tan heterogéneos que es importante para futuros trabajos tomar en cuenta las características físico-ambientales de cada zona de estudio, para conocer como dichas variables influyen en la dinámica de las zonas riparias de cada sitio en particular.

Bibliografía

Alanís Rodríguez, E., Jiménez Pérez, J., González Tagle, M. G., Yerena Yamallel, J. Y., Cuellar Rodríguez, G., y Mora-Olivo, A. (2013). Análisis de la vegetación secundaria del matorral espinoso tamaulipeco, México. *Phyton*, 82, 185–191.

- Angelsen, A., & Kaimowitz, D. (1999). Rethinking the causes of deforestation lessons from economic models. *The World Bank Research Observer*, 14(1), 73–98.
- Bó, R. F., y Malvárez, A. I. (1990). Las inundaciones y la biodiversidad en humedales. Un análisis del efecto de eventos extremos sobre la fauna silvestre. *Delta*.
- Bocco, G., Mendoza, M., y Masera, O. (2001). La dinámica del cambio del uso del suelo en Michoacán. Una propuesta metodológica para el estudio de los procesos de deforestación. *Investigaciones Geográficas. Instituto de Geografía México.*, 44, 18–38.
- Bolongaro, A., Sierra, R., Torres, V., Márquez, A. Z., Ramírez, J. D., Uribe, S., ... Monsalvo, C. B. (2006). Análisis de la Vulnerabilidad y Capacidad de Adaptación al Cambio Climático en los Sectores más Relevantes del Estado de Morelos (Universidad).
- Casique, E. M. (1997). Análisis numérico de flujo regional de agua subterránea: cuenca del río Amacuzac. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ceccon, E. (2013). Restauración en bosques tropicales. México.
- Chávez, T. W. (2012). Análisis hidrológico ante impactos del cambio climático y cambios de uso del suelo en la cuenca del río Compasagua, Nicaragua. Centro agronómico tropical de investigación y enseñanza escuela de posgrado.
- Cintrón Molero, G., y Schaeffer Novelli, Y. (1983). Introducción a la ecología del manglar. In *Introducción a la ecología del manglar*. Rostlac.
- CNA. (2006). Estadísticas del agua en México (CONAGUA). México.
- CONANP-SEMARNAT. (2005). Programa de conservación y manejo reserva de la biosfera sierra de Huautla (CONANP). México.
- Cortina, V. S., Macario, M. P., y Ogneva-Himmelberger, Y. (1999). Cambios en el Uso del Suelo y Deforestación en el Sur de los Estados de Campeche y Quintana Roo; México. *Boletín Del Instituto de Geógrafa de La UNAM. Investigaciones Geográficas*, 38(Mx), 41–56.
- Curtis J.T., McIntosh R.P. (1951). An upland forest continuum in the pariré-forest border región of Wisconsin. *Ecology* 32: 476-496.

- Durán, E., Meave, J. A., Lott, E. J., y Segura, G. (2006). Structure and tree diversity patterns at the landscape level in a Mexican tropical deciduous forest. *Boletín de La Sociedad Botánica de México*, 79, 43–60.
- Guerra, M. V., y Ochoa, G. S. (2006). Evaluación espacio-temporal de la vegetación y uso del suelo en la Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla, Tabasco (1990-2000). *Investigaciones Geográficas*, 59, 7–25.
- Jaramillo, V. J., García-Oliva, F., & Martínez-Yrizar, A. (2010). La selva seca y las perturbaciones antrópicas en un contexto funcional. In G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, C. J. Bezaury, & D. Rodolfo (Eds.), *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México* (pp. 235–250). México.
- Magurran, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement* (Princeton).
- Mahar, D., & Scheneider, R. (1994). Incentives for tropical deforestation: some examples from Latin America. In K. Brown & P. D. (Eds.), *The causes of tropical deforestation* (University, pp. 56–78). London.
- Mas, J.-F., Sorani, V., y Alvarez, R. (1998). Elaboración de un modelo de simulación del proceso de deforestación. *Investigaciones Geográficas*, (Mx), 7–19.
- Mas, J.-F., Velázquez, A., y Couturier, S. (2009). La evaluación de los cambios de cobertura / uso del suelo en la República Mexicana. *Investigacion Ambiental*, 1(1), 23–39.
- Mas, J., Sorani, V., y Alvarez, R. (1996). Elaboración de un modelo de simulación del proceso de deforestación. *Investigaciones Geográficas*, 5(Mx), 43–57.
- Meave, J. A., Flores-Rodríguez, C., Pérez-García, E. A., & Antonio, R.-R. M. (2012). Edaphic and seasonal heterogeneity of seed banks in agricultural fields of a tropical dry forest region in southern México. *Botanical Sciences*, 90(3), 313–329.
- Meckes, M., Garduño-Ramírez, M. L., Marquina, S., y Álvarez, L. (2001). Iridoides adicionales de la planta medicinal *Astianthus viminalis* y su actividad hipoglucemiante y antihiperoglucemiante. *Revista de La Sociedad Química de México*, 45, 195–199.

- Mendoza, E., & Dirzo, R. (1999). Deforestation in Lacandonia (South east Mexico): Evidence for the Declaration of the Northern Most Tropical Hot Spot. *Biodiversity and Conservation*, 8, 1621–1641.
- Muñoz, B. C., y Almaguer, J. A. S. W. (2004). Germinación , dormancia y longevidad potencial de las semillas de *Guazuma ulmifolia*. *Pastos y Forrajes*, 27(1), 25–33.
- Muñoz, C., Alarcón, G., & Fernández, J. C. (2003). Pixel Patterns of Deforestation in Mexico 1993-2000. México.
- Ochoa-Gaona, S., Ramos-Ventura, L. J., Moreno-Sandoval, F., Jiménez-Pérez, N. del C., Haas-Ek, M. A., y Muñiz-Delgado, L. E. (2018). Diversidad de flora acuática y ribereña en la cuenca del río Usumacinta, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89(2007–8706), 3–44.
- Orozco-Lugo, C. L., Valenzuela-Galván, D., Vázquez, L. B., Rhodes, A. J., de León-Ibarra, A., Hernández, A., ... de la Peña-Domene, M. (2008). Velvety Fruit-Eating Bat (*Enchistenes Hartii*; *Phyllostomidae*) in Morelos, Mexico. *Southwestern Naturalist*, 53(4), 517–520.
- Piedade, M. T. F., Ferreira, C. S., y Franco, a C. (2010). Estrategias reproductivas de la vegetación y sus respuestas al pulso de la inundación en las zonas inundables de la Amazonía Central. *Ecosistemas*, 19(1), 52–66.
- Reyes Amaya, J. R. (2018). Dinámica del nitrógeno en un afluente del río Amacuzac. Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Richter, R., & Stromberg, J. C. (2005). Soil seed banks of two montane riparian areas: Implications for restoration. *Biodiversity and Conservation*, 14(4), 993–1016.
- Serra, P., Pons, X., & Sauri, D. (2003). Post-classification change detection with data from different sensors: some accuracy considerations. *International Journal of Remote Sensing*, 24(16), 3311–3340.
- Soares-filho, B. S., Coutinho, G., & Lopes, C.-P. (2002). Dinamica - a new model to simulate and study landscape dynamics. *Forests*, 1–39.
- Torres, G. U. (2012). Diversidad de coleópteros acuáticos en cauces permanentes e intermitentes de la cuenca de Xichú , Guanajuato , México . Universidad Autónoma de Queretaro.

- Trejo, I., & Dirzo, R. (2000). Deforestation of seasonally dry tropical forest: A national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, 94(2), 133–142.
- Velázquez, A., Mas, J. F., Díaz-Gallegos, J. R., Mayorga-Saucedo, R., Alcántara, P. C., Castro, R., ... Palacio, J. L. (2002). Patrones y tasas de cambio de uso del suelo en México. *Gaceta Ecológica*, 62, 21–37.
- Zarco-Espinosa, V. M., Valdez-Hernández, J. L., Ángeles-Pérez, G., y Castillo-Acosta, O. (2010). Estructura y diversidad de la vegetación arbórea del Parque Estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco. *Universidad y ciencia*, 26(1), 1-17.

Physical environmental conditions determine ubiquitous spatial differentiation of standing plants and seedbanks in Neotropical riparian dry forests.

Las condiciones físicas-ambientales determinan la diferenciación espacial de la vegetación en pie y el banco de semillas en los bosques neotropicales riparios secos.

Vegetation dynamics of Mexican riparian TDF

Alejandra De León Ibarra¹, Néstor A. Mariano², Valentino Sorani¹, Gabriel Flores-Franco¹, Evodio Rendón Alquicira¹, and Elisabet V. Wehncke^{1*}

¹Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, Morelos, México.

²Instituto de Ambiente de Montaña y Regiones Áridas, Universidad Nacional de Chilecito, Chilecito, La Rioja, Argentina.

*Corresponding author

E-mail: lizwehncke@uaem.mx; lizwehncke@gmail.com (EVW)

NAM and EVW are Joint Senior Authors

Abstract

Mexican tropical dry forests are remarkably extensive and floristically diverse despite manifesting alarming rates of deforestation. Riparian habitats within dry forests provide critical ecological benefits that may mitigate negative impacts, but processes underlying riparian functions are still not well understood. We identified physical environmental conditions affecting the composition and abundance of standing vegetation assemblages and woody and herbaceous components in soil seedbank assemblages of riparian corridors in central Mexico using mainly NMDS ordination techniques, permuted analysis of variance (PERMANOVA), permuted analysis of multivariate dispersions and constrained ordination (CAP). We then determined representative species associated with particular environmental conditions using an indicator species analysis and assessed the effects of physical environmental variables/factors on total seed abundances by fitting a mixed-effect model. For the standing vegetation study, we assessed the effects of the type of the river condition (differing in surface flow permanence), location, and height above river level on the community composition based on three species importance criteria (abundance, coverage and DBH). For the soil seedbank study, we assessed the effects of these variables/factors plus season and land use. Spatial heterogeneity was a prevailing feature in riparian vegetation, in the standing vegetation and soil seedbank of both woody and herbaceous components. Height above river level had a significant effect on the three species importance criteria of standing vegetation and so did the interaction between surface flow permanence and height on coverage. The soil seedbank of woody and herbaceous plants showed significant differences between seasons; *Taxodium mucronatum* was an indicator tree species in dry seasons. Land use, height, surface flow permanence and the interaction between land use and surface flow permanence had significant effects on the soil seedbank of herbaceous plants. Total seed abundances in the soil varied between years and were higher at lower height values, during the dry seasons, and when rivers were permanent. Tree communities, commonly the most important elements in riparian ecosystems, were preserved in the soil seedbank of cultivated areas for >30 years. Seeds of herbaceous communities were predominant and ecologically relevant as indicator species because of their high sensitivity to several key environmental factors, constituting a critical component of Mexican tropical dry forests riparian corridors.

Resumen

Los bosques secos tropicales de México son notablemente extensos y florísticamente diversos a pesar de manifestar tasas alarmantes de deforestación. Los hábitats riparios dentro de los bosques secos brindan beneficios ecológicos importantes que pueden mitigar los impactos negativos, pero los procesos subyacentes a las funciones riparias aún no se conocen bien. Identificamos las condiciones ambientales físicas que afectan la composición y la abundancia de los conjuntos de vegetación en pie y los componentes leñosos y herbáceos en los conjuntos de bancos de semillas del suelo de los corredores riparios en el centro de México utilizando principalmente técnicas de ordenamiento NMDS, análisis de varianza permutada (PERMANOVA), análisis permutado de dispersiones multivariadas y ordenamiento restringido (CAP). Luego, determinamos las especies representativas asociadas con condiciones ambientales particulares utilizando un análisis de especies indicador y evaluamos los efectos de las variables / factores ambientales físicos en la abundancia total de semillas mediante el ajuste de un modelo de efectos mixtos. Para el estudio de la vegetación en pie, evaluamos los efectos del tipo de flujo perenne o intermitente (que difiere en la permanencia del flujo superficial), la ubicación y la altura sobre el nivel del río en la composición de la comunidad basado en tres criterios de importancia (abundancia, cobertura y DAP). Para el estudio del banco de semillas del suelo, evaluamos los efectos de estas variables / factores más la estación y el uso del suelo. La heterogeneidad espacial fue una característica predominante en la vegetación riparia, en la vegetación en pie y en el banco de semillas del suelo, tanto de componentes leñosos como herbáceos. La altura sobre el nivel del río tuvo un efecto significativo en los criterios de importancia de las especies de vegetación en pie y también lo hizo la interacción entre la permanencia del flujo superficial y la altura en la cobertura. El banco de semillas del suelo de plantas leñosas y herbáceas mostró diferencias significativas entre las estaciones; *Taxodium mucronatum* fue una especie de árbol indicador en las estaciones secas. El uso de suelo, la altura, la permanencia del flujo superficial y la interacción entre el uso de la suelo y la permanencia del flujo superficial tuvieron efectos significativos en el banco de semillas de las plantas herbáceas. La abundancia total de semillas en el suelo varió entre años y fue mayor en valores de altura más bajos, durante las estaciones secas y cuando los ríos permanentes. Las comunidades de árboles, comúnmente los elementos más importantes

en los ecosistemas riparios, se conservaron en el banco de semillas de las áreas cultivadas durante más de 30 años. Las semillas de comunidades herbáceas fueron predominantes y ecológicamente relevantes como especies indicadoras debido a su alta sensibilidad a varios factores ambientales clave, que constituyen un componente crítico de los corredores riparios de bosques secos mexicanos.

Keywords: Ecohydrology; Ecological Restoration; Invasive species; Land use change; Perennial rivers, Riparian Vegetation; Riparian ecosystems, River ecology, Seed Dispersal; Soil seedbank; Temporary rivers, Tropical Dry Forest.

Introduction

Riparian ecosystems are very striking from an ecological point of view because they constitute ecotones between terrestrial and aquatic systems and therefore represent areas where many physical, abiotic and biotic processes are continuously changing and transforming [1]. These corridors are subject to important spatio-temporal dynamics mainly directed by variable flow regimes [2,3] and the arrival of propagules through hydrochory providing high resilience for riparian plant communities and a regular turnover of seeds [4]; and it appears to be poorly related to the dynamics of the soil seed bank, the temporal storage of propagules in riparian soils [5]. Several studies have shown that vegetation along rivers is ecologically dynamic in space and time and produces critical ecological benefits that mitigate the impacts of anthropogenic activities [6,7]. Riparian vegetation limits erosion by regulating flow velocity and magnitude, surface runoff, and sediment loading, while increasing aquifer recharge and infiltration [8,9,10,11]. It also modifies evapotranspiration, precipitation uptake, soil moisture retention [8,11,12,13] and freshwater biological activity [e.g., 14,15]. In the context of landscape, it also has an indirect impact on the stability and quality of surrounding land [16]. Throughout history, humans have settled at these locations because of their proximity to essential resources such as water and fertile land, but also for recreation and spirituality [17,18]. Over time, human activity and land use conversion to agriculture and grazing have led to loss of natural vegetation, seedbanks and biodiversity [19,20,21]. Stream alteration, agriculture and logging in and around riparian zones severely threaten their integrity, functionality and sustainability

[17,22,23,24], and it has been estimated that 65% of river habitats in the world are threatened by land use change [25].

Tropical dry forests are among the most extensive and floristically rich ecosystems in tropical habitats [26,27,28,29]. They also constitute the most endangered tropical ecosystem globally [29,30]. While Mexican tropical dry forests have remarkably high floristic diversity and levels of endemism, they suffer from alarmingly high rates of deforestation and lack of effective long-term plans for their management and conservation [30]. Recently, it has been pointed out that seed dispersal patterns generated by rivers are significant mechanisms for structuring the composition and distribution of the riparian plant community in Mexican tropical dry forests [31], suggesting that their conservation potential for restoration needs to be considered. This is even more critical given that tropical dry forests is the most extensive and best-represented tropical ecosystem in Mexico, occupying ca. 14% of the country, and 266,000 km² of the Pacific slope [32,33].

Despite the key role played by tropical dry forests riparian areas, the processes, drivers, and dynamics of soil seedbanks and standing vegetation are not well understood, much less their relationships with the abiotic conditions of these ever-changing and vulnerable corridors. One of the main abiotic conditions that could affect processes that maintain riparian vegetation functions is river regime [34,1], which describes the river's small and large flow fluctuations, as well as its surface flow permanence (temporality or permanence of running water along a river throughout the year). Temporary rivers do not maintain a continuous flow of water year-round; even so, isolated pools of water may remain throughout the dry season, offering storage for a large quantity of nutrients during dry periods [35] and generating different patterns of vegetation distribution [36]. These pools are often the only places in the watershed with sufficient soil moisture to maintain a sizeable plant community [37] and have thus been suggested as hotspots of plant diversity and abundance compared to their watersheds [38,39]. They may also function as oases [40], as they attract small and medium vertebrates [41] which may in turn provide food for larger predators that enter these areas [42]. In contrast, permanent rivers maintain water all year round, fed by surface and/or groundwater [43], and some studies have shown that sites with permanent flows during years with less frequent rain are richer and more diverse than sites

with seasonal flow [36]. Thus, the effect of river seasonality on plant richness and diversity is not easily predicted.

The effects of the physical environment on the composition of the riparian soil seedbank is a subject that deserves attention because it constitutes a very important way in which freshwater ecosystems contribute to the diversity of riparian plant communities [44,45]. Riparian soil seedbank composition is influenced by the natural dispersion of seeds [44,46], and is mainly affected by precipitation [36], river flows [47,48,49,50], and disturbance [51,52,53]. Removal of seeds due to torrential rains or to flood events along corridors is common, particularly in dry environments [54]. Even if seeds can be dispersed over great distances, their accumulation in the SSB and subsequent emergence, establishment and growth may depend on diverse environmental factors such as soil type, light, degree of site alteration, slope and distance to the river [55,56,57], as well as the ability of the riverbank to trap waterborne diaspores [58]. Natural variability of river flows (floodings and small fluctuations) is of utmost importance for sustaining the ecological integrity of riverine ecosystems [12,49], and it has been shown to be determinant in the kind of seed assemblage and numbers transported by the river in tropical dry forests of central Mexico [59]. River overflows may eventually affect sites of silt accumulation and deposition, or on the contrary, may produce erosion and physical damage to new seedlings, affecting standing vegetation [60]. Additionally, anthropogenic disturbance of riparian corridors or adjacent lands could promote the establishment of invasive species, which in turn may cause changes to the structure and function of riparian systems [51]. It has been shown that the effects of intense agricultural land use on riparian habitats are particularly important [45] and may negatively affect the riparian soil seedbank. For example, Dalton et al. [62] compared the riparian soil seedbank across a large temperate watershed and along a gradient of agricultural land use in Ontario, Canada, and found that loss of natural habitat and nutrient enrichment had negative effects on the riparian soil seedbank community composition. Thus, in boreal/temperate ecosystems it has been shown that landscape scale processes (water flow and hydrological connectivity as key drivers of ecological integrity of rivers) largely influence the structure of spatially riparian plant communities [3], however local processes can also control patterns of riparian species richness [63].

The main aims of this study were threefold; 1) to investigate which physical environmental conditions (height above river level, season, river condition related to surface flow permanence, site, and land use) affect the composition of the standing vegetation assemblage and the composition and abundance of the soil seedbank of both woody and herbaceous plant assemblages, 2) to determine which species, if any, are representative of a particular environmental condition, and 3) to assess the effect of physical environmental variables on total seed abundances. We expected to find a significant effect of the physical environment, in particular the location, height above river level, and surface flow permanence (temporary/permanent), on the abundance, diameter at breast height (DBH) and coverage of the standing vegetation and the soil seedbank community. We also expected to find significant effects of season (dry/rainy) and land use (cultivated/natural vegetation areas) on the diversity and abundance of the soil seedbank community. Because species have developed unique characteristics related to their life histories and to their relationships with the environment in order to maximize their reproductive success [64,65], we expected the effects of environmental variables on species distribution patterns to differ between standing vegetation and soil seedbank assemblages of woody and herbaceous vegetation. The study was performed on the riparian vegetation along six tributaries to the Amacuzac River in central Mexico, running through a mountainous landscape within a mixture of agricultural and natural tropical dry forests areas. In identifying the effects of key abiotic conditions and anthropic perturbation on Mexican riparian tropical dry forests vegetation, this study aims to contribute to explaining patterns of diversity and dynamics of riparian corridors in tropical dry forests habitats, which in turn, will contribute to elucidate the potential role of tributaries for management and conservation action at local and at the basin scale.

Methods

Study area

The Amacuzac is one of the most important rivers of the Balsas drainage basin and one of the largest rivers in southern Mexico. It originates in the foothills of the volcano Nevado de Toluca, at an altitude of 2600 masl and flows into the Pacific Ocean (SPP 1988; CNA 1998). The Amacuzac is the largest river basin in southern Morelos, Mexico, running through 80 km of the state (coordinates between 18°39' and 18°19' N, and 99°28' and 99°03'W) and traversing elevations ranging from 1142 to 712 masl. It crosses a mixture of agricultural and tropical dry forests areas characterized by a landscape of deciduous vegetation [66] and is composed of both temporary and permanent streams (IMTA 2016, accessed: January 2016, <https://www.gob.mx/imta>).

The study was carried out over a period of two years (2015-2016) along six tributary streams that differed in surface flow permanence (three temporary and three permanent) to the Amacuzac River (Fig. 1). We defined permanent and intermittent streams respectively, as those in which surface flow was present 100% of the time and 26-95% of the time [60]. The climate is seasonal, hot subhumid with summer rains from June to October and a dry season from November to May. Mean annual temperature is 21.5 °C [67] and annual precipitation ranges between 900 and 1500 mm [68,69]. The locations with permanent streams were: 'Nexpa', 'Apatlaco' (one of the most contaminated streams in the State), and 'Casahuatlán'. Locations with temporary streams selected were: 'Zoofari', 'Río Seco', and 'Agua Salada' (a groundwater-dependent ecosystem). A map of the study areas is shown in Fig. 1. The mean (± 1 sd) linear distance between locations was 8.3 ± 2.1 km (range: 5.37 to 11 km).

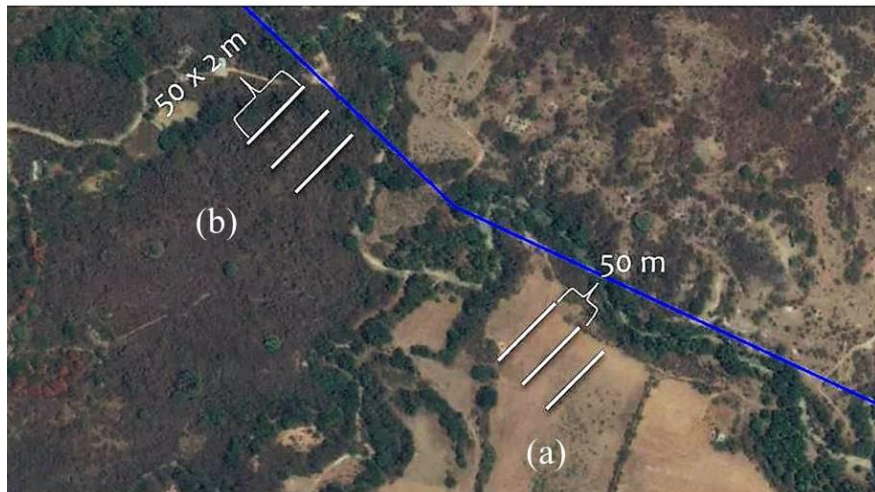
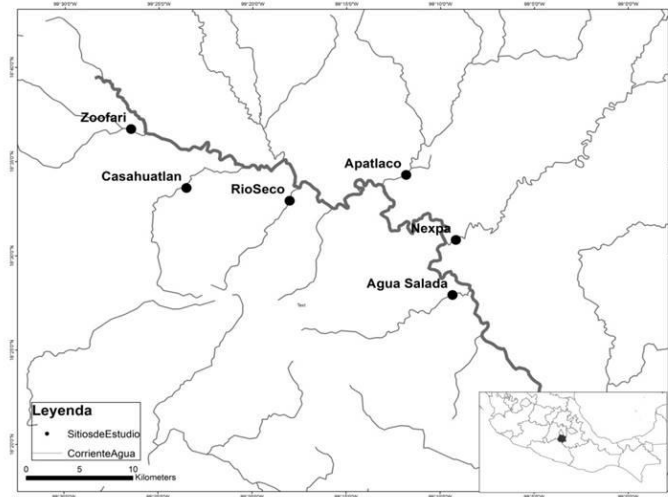


Fig 1. Map and general information of study areas.

Location and general characteristics of study sites: Apatlaco, Casahuatlán and Nexpa are permanent streams; Zoofari, Agua Salada and Rio Seco are intermittent streams. Modified and republished with permission from INEGI (Mexico) (Terms of Free Use of INEGI Information: <http://www.beta.inegi.org.mx/inegi/terminos.html>).

Experimental design

Vegetation and soil sampling

Along each of the six tributaries 3 km upstream of where the tributary met the Amacuzac River, we established six transects 50 x 2 m, perpendicular to the river; (three in cropland and three in natural vegetation areas), separated from each other by 50 m. In all cropland sites sampled the practice is to fallow (to till the land without sowing it later, so that it rests, is aerated and enriched), only one of them, Apatlaco, burns the cultivation area. Crop type grown differed between sites (Fig.1). We characterize standing vegetation in each transect in natural vegetation areas, counting and identifying all trees and shrubs exceeding 1 meter in height and with a diameter at breast height (DBH) greater than 1cm and measured their DBH and crown coverage. All measurements were carried out by one observer and this was the same person who took the measurements for all trees along transects (strips of 50 x 2 m) by defining the true vertical projection of the canopy. Thus, for every tree species within a canopy layer, crown boundaries were vertically projected onto transects. The distance along a transect line that the crown intercepted was recorded. For each tree the average diameter was calculated and this measure was incorporated into the formula of canopy area (A) using the formula of an ellipse.

$$A = \pi \div 4 \times D^2 \quad , \text{ where } D \text{ is the average canopy diameter}$$

This study was carried out on private land, so owners of the land gave permission to conduct the study on these sites. We also confirm that the field studies did not involve endangered or protected species. To characterize the soil seedbank composition, we collected five soil samples (10 cm wide x 10 cm long x 10 cm deep) from each of the aforementioned transects at 10, 20, 30, 40 and 50 m from the river. We sampled in this way during the rainy and dry seasons of two consecutive years, totaling 720 soil samples. The soil seedbank composition was thus determined using the seedling emergence method over a 3-mo period [70,71], under greenhouse conditions immediately after each sampling period (May and November of 2015-2016, corresponding to rainy and dry season). After removing larger branches, leaf litter, and rocks, soil samples were deposited in a greenhouse and germinated on a mixture of substrates (Agrolite:Peetmoss 20:30) in labeled perforated trays. Trays were watered for five minutes, twice a day and were checked weekly for seedlings in order to identify species.

Characterization of environmental variables and factors

We considered the ‘distance to the river’ as the distance from the river to the closest point on the transect; ‘slope’ was measured every 10 m along each transect. With these measurements we calculated ‘height’ as $h = \sin$ of the slope (degree) x distance (m). Height was thus defined as the topographic level relative to the river level. The ‘season’ (Se) was either dry or rainy, ‘surface flow permanence’ (SFP) refers to the river condition, in other words, whether the presence of running water in the stream is present only seasonally (temporary stream) or year-round (permanent stream) and ‘site’ refers to each particular study location. Finally, ‘land use’ (LU) was a two-level categorical variable referring to whether each site was cultivated or natural vegetation.

Data analysis

Richness and abundance were calculated for standing vegetation and soil seedbank considering surface flow permanence (permanent/temporary), seasons (dry/rainy), and land use (natural vegetation/crop areas). We calculated the species importance value index (IVI; developed by Curtis & McIntosh [72], and applied by Cintrón & Schaeffer-Novelli [73], Corella et al. [74] and Zarco-Espinosa et al. [75], among others) for standing vegetation and for the soil seedbank. $IVI = RF + RDe + RD$, where RF is the relative frequency, RDe is the relative density and RD corresponds to the relative dominance. Relative frequency per site refers to the proportion of individuals for each physical environmental condition considered (distance to the river, slope, season, surface flow permanence, site, and land use) in the forest containing the given species x 100%; relative density was calculated as the number of individuals of a species/sampled area/total density x 100%; relative dominance was the basal area of a species/sampled area/total dominance x 100%.

Statistical analyses

Non-metric multidimensional scaling (NMDS) ordinations on Bray-Curtis dissimilarities, permuted analysis of variance (PERMANOVA) and permuted analysis of multivariate dispersions were performed using the functions metaMDS, adonis and betadisper, respectively from the vegan package in R [76,77]. Canonical analysis of principal coordinates (CAP) implemented through the capscale function in vegan was used to perform partial constrained ordinations in order to test for linear relationships between height and both, standing vegetation and seed bank community composition (Bray-Curtis dissimilarities). The statistical significance of height above river level was assessed by restricting permutations within each transect considering spatial positions on it and at the same time, conditioned by transect id, nested within site. All permutation tests were performed with 999 permutations. To test for unequal dispersion of variability among groups, permutational multivariate analyses of dispersion were conducted for all significant PERMANOVA outcomes.

Effects of physical environmental variables on standing vegetation

For the standing vegetation we evaluated the effect of height above river level, surface flow permanence and the interaction surface flow permanence x height by using three quantitative matrices of species attributes containing information on abundance, DBH and coverage. These measurements were selected because they provide complementary information on community attributes. Although all are related to the use of habitat resources, abundance may correlate poorly with biomass (indirectly expressed by DBH and coverage). In turn, DBH and coverage are complementary measurements, whose correlation varies depending on tree architecture as a function of the crown diameter/height ratio (i.e., tree crowns with high diameter/height ratios may have the same DBH as trees with low diameter/height ratios). Values of abundance and coverage (expressed as m^2 /transect surface) were square-root transformed and DBH (expressed as cm^2 /transect surface) was transformed using natural logarithm (1 was added to all values in order to yield only positive transformed values).

Effects of physical environmental variables on soil seed banks

A permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) hierarchical design was used to test for significant differences in seedbank community affected by surface flow permanence and season by including these factors (surface flow permanence and season) and their interaction term (season x surface flow permanence). Another hierarchical design was used to test for significant differences between cultivated and natural vegetation areas and their interaction with surface flow permanence (LU x SFP). In both analyses, surface flow permanence was considered as the upper factor of the hierarchy design. A restriction of our analyses was that, when analyzing seedbank compositions the occurrence of “empty” cases with no data on some rows of the matrix (i.e., “empty” position/samples) precluded performing hierarchical analyses with the original data matrix. In order to fix this problem and to evaluate the effect of land use, season and their interaction with surface flow permanence, abundances were combined within transects. We then evaluated the effect of surface flow permanence (temporary/permanent) by permuting sites whilst the order of transects were retained within sites. After fitting the above general models we extended our analysis by performing separated analyses on natural and crop areas. By this procedure our intention was to provide a deeper and more detailed comprehension of the impacts of environmental factors and variables on riparian seedbank communities. Abundances were square-root transformed. Herbaceous species containing < 3 individuals were not included in the analysis.

The matrix used in all analyses was the result of adding the number of seeds recorded from two years. Bray-Curtis similarity matrices were visualized using non-metric multidimensional scaling (NMDS) plots.

We performed the Indicator Species analysis [78] to determine which species are significantly representative of a particular environmental condition [79]. We used the function ‘multipatt’ in the package ‘indicspecies’ [80], of the R statistical computing program [81]. This procedure is an extension of the original Indicator Value Index (IndVal) estimation and measures the association between species and particular environmental/site

groups [79,81]. We tested the statistical significance of this relationship using a permutation test.

Finally, to assess the effect of the particular environmental condition on total soil seed abundances, we fitted a mixed-effect model. The fixed-effects included in the model were ‘year’ (Yr), ‘season’ (Se), ‘surface flow permanence’ (SFP), ‘land use’ (LU) and the interaction between Se, SFP and LU (all factors), and ‘height above river level’ (h) was included as covariate, as well as the h x Se and h x SFP interaction terms. The random component of the model had a hierarchical nesting structure, with ‘transect identity’ (T) nested within LU, nested within ‘site’ (SL); and Yr was used as the intercept. As we did with the multivariate analysis, after adjusting the general model, we performed separated analyses on natural and crop areas.

Seed abundance values + 1 were log-transformed to meet model assumption of homocedasticity and normality of residuals. We report mean and standard error values for untransformed data. We fitted linear mixed-effects models using the ‘lmer’ function of the ‘lme4’ package [82], of the R statistical computing program [80]. To find the best (simplest) model we used the ‘step’ function of the ‘lmerTest’ package [81] which selects the final model by using a backwards comparison starting with the most complex model (including all terms and specified interactions) and arrives at the final (simplest) model by retaining only those terms that are statistically significant ($P < 0.05$).

Results

Standing vegetation composition: trees and shrubs

We found a total of 52 woody species along the tributaries of the Amacuzac River (S1 Table), and a total abundance of 270 individuals (Mean \pm 1 s.e. per transect = 15 ± 1.2 , $n = 18$), distributed over 1800 m^2 . This corresponds to approximately 1500 individuals/ha. Of the total species, 77% were trees and 23% shrubs. The sum of DBH measures of woody species represented 13.4% of the sampled area (13.4 ± 5.1 ; $\sim 1340 \text{ m}^2 / \text{ha}$), while the sum of tree coverages represented 4.7 times the sampled area (4.74 ± 0.8). Of the total woody species, 36 were found exclusively at temporary streams, 32 at permanent streams, and 15 at both (S2 Table); 49 (94 %) were native and 3 (6 %) were exotic species (S1 Table). The

tree species with the highest importance values (IVI) in the standing vegetation were *Ficus cotinifolia*, *Acacia cochliacantha* and *Tabernaemontana litoralis* (S1 Table).

S1 Table. List of woody species constituting the riparian standing vegetation recorded in six tributaries to the Amacuzac River in Morelos, Mexico. Plant growth forms, tree (T) and shrub (Sh) species; species importance values (IVI), and native (N) or exotic (E) species.

Family	Species	IVI	Lifestyle	Status
Moraceae	<i>Ficus cotinifolia</i> Kunth	46.25	T	N
Fabaceae	<i>Acacia cochliacantha</i> Humb. & Bonpl. ex Willd	37.92	Sh	N
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana litoralis</i> Kunth	33.20	Sh	E
Annonaceae	<i>Annona squamosa</i> L.	24.17	T	N
Fabaceae	<i>Acacia riparia</i> Kunth	23.22	Sh	N
Fabaceae	<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	19.64	Sh	N
Sapindaceae	<i>Sapindus saponaria</i> (Michú) L.	17.08	T	E
Fabaceae	<i>Prosopis laevigata</i> (H. & B.) Jonhst	15.89	T	N
Mimoceae	<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.	14.67	T	N
Bignoniaceae	<i>Astianthus viminalis</i> (Kunth) Bail-Ion	14.21	T	N
Salicaceae	<i>Salix humboldtiana</i> Willd.	13.16	T	N
Fabaceae	<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J.F. Macbr.	12.88	T	N
Euphorbiaceae	<i>Ricinus communis</i> L.	12.21	Sh	E
Fabaceae	<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Kunth ex Walp.	11.45	T	N
Fabaceae	<i>Lysiloma acapulcensis</i> (Kunth) Benth.	11.37	T	N
Mimoceae	<i>Leucaena esculenta</i> (Moc. & Sessé ex DC.) Benth.	11.13	T	N
Sterculiaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	10.13	T	N
Rhamnaceae	<i>Ziziphus amole</i> (Sessé & Moc.) M.C. Johnst.	10.07	T	N
Chrysobalanaceae	<i>Licania arborea</i> Seem.	9.27	T	N
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis americana</i> (Mill.) J.R. Johnst.	9.11	T	N
Fabaceae	<i>Senna occidentalis</i> (L.) Link.	8.82	Sh	E
Fabaceae	<i>Inga spuria</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	8.81	T	N
Anacardiaceae	<i>Cyrtocarpa procera</i> Kunth	8.72	T	N
Solanaceae	<i>Cestrum tomentosum</i> L. f.	8.69	Sh	N
Bignoniaceae	<i>Tabebuia impetiginosa</i> (Mart. ex DC.) Standley.	8.54	T	N
Fabaceae	<i>Diphysa robinoides</i> (Mill.) M.Sousa	6.65	T	N
Piperaceae	<i>Piper leucophyllum</i> (Miq.) C.DC.	6.02	Sh	N
Meliaceae	<i>Swietenia humilis</i> Zucc (caobilla).	5.95	T	N
Mimoceae	<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.)	5.72	T	N
Meliaceae	<i>Trichilia hirta</i> L.	5.30	T	N

Family	Species	IVI	Lifestyle	Status
Moraceae	<i>Ficus tecolutensis</i> (Liebm.) Miq.	4.60	T	N
Fabaceae	<i>Lysiloma tergemina</i> Benth.	4.33	T	N
Burceraceae	<i>Bursera grandifolia</i> Engl.	4.33	T	N
Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i> L.	4.09	T	N
Fabaceae	<i>Senna wislizeni</i> pringlei var. (Rose) Irwin & Barneby.	3.78	T	N
Rubiaceae	<i>Hamelia patens</i> Jacq. Coralillo.	3.68	Sh	N
Fabaceae	<i>Mimosa polyantha</i> Benth	3.63	T	N
Sapotaceae	<i>Bumelia obtusifolia</i> Roem. & Schult	3.10	T	N
Picramniaceae	<i>Alvaradoa amorphoides</i> Liebm.	3.06	Sh	N
Hernandiaceae	<i>Gyrocarpus jatrophifolius</i> Domin.	2.99	T	E
Apocynaceae	<i>Cascabela ovata</i> (Cav.) Lippold	2.98	Sh	N
Bombacaceae	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	2.98	T	N
Mimoceae	<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.	2.98	T	N
Euphorbiaceae	<i>Sapium macrocarpum</i> Müll. Arg.	2.98	T	N
Fabaceae	<i>Haematoxylum brasiletto</i> Karsten.	2.98	T	N
Malpigiaceae	<i>Bunchosia canescens</i> (Aiton) DC.	2.97	Sh	N
Nyctaginaceae	<i>Pisonia aculeata</i> L.	2.97	Sh	N
Boraginaceae	<i>Tournefortia hirsutissima</i> L.	2.97	Sh	N
Malvaceae	<i>Heliocarpus pallidus</i> Rose.	2.96	T	N
Convulvulaceae	<i>Ipomea murucoides</i> Roem. & Schult.	2.96	T	N
Meliaceae	<i>Cedrela oaxacensis</i> C.DC. & Rose.	2.96	T	N
Fabaceae	<i>Pterocarpus orbiculatus</i> DC.	0.01	T	N

S2 Table. Descriptive ecological parameters of standing vegetation and soil seed bank communities in six tributaries to the Amacuzac River.

(a) SV (trees and shrubs) and (b) SSB communities (trees, shrubs and herbs), in six tributaries to the Amacuzac River, considering different climatic seasons (rainy vs. dry), surface flow permanence (temporary vs. permanent), and land use (natural vegetation vs. crop areas).

(a)

Indices - SV	Temporary	Permanent
Number of species	36	32
Number of individuals	146	124
Dominance (D)	0.08	0.06
Simpson (1-D)	0.92	0.94
Shannon (H')	2.97	3.10
Margalef (I)	7.02	6.43
Equitability (J)	0.83	0.90
Sorensen (Is)	0.33	

(b)

Indices - SSB	Rainy	Dry	Temporary	Permanen t	Natural vegetation	Crop areas
Number of species	120	158	131	161	158	133
Number of individuals	3779	6254	3109	6924	5097	4936
Dominance (D)	0.06	0.03	0.03	0.06	0.05	0.04
Simpson (1-D)	0.94	0.97	0.97	0.94	0.95	0.96
Shannon (H')	3.41	3.96	3.78	3.64	3.69	3.66
Margalef (I)	14.45	17.96	16.17	18.09	18.39	15.52
Equitability (J)	0.71	0.78	0.78	0.72	0.73	0.75
Sorensen (Is)	0.81		0.89		0.77	

Effects of physical environmental variables on standing vegetation

NMDS ordination showed clustering of woody species assemblages by site and PERMANOVA analyses revealed that woody communities were significantly different between sites (pseudo-F = 5.84, $p < 0.001$); the same consistent pattern emerged for the three matrices using abundance, DBH and coverage for vegetation measures (Table 2, Fig. 2). Among environmental variables, CAP analysis showed that height above river level had a significant effect on the standing tree community composition (Table 2). Surface flow permanence had no effect on the riparian standing tree community (Table 2). The interaction Surface flow permanence x height was not significant either for abundance and DBH, except for coverage (Table 2).

Table 2. Effects of slope (five measurements per transect), flow seasonality (temporary/permanent), and site (six different tributaries/study sites) on the NMDS ordination, of the SV community. Effects on three measurements of species importance (Abundance, DBH and Coverage) were evaluated. Significant effects are highlighted in bold.

Species importance parameters	Abundance ⁽¹⁾		DBH ⁽²⁾		Coverage ⁽³⁾	
	r ²	P	r ²	P	r ²	P
Slope	0.39	0.015	0.32	0.061	0.29	0.079
Factors						
Flow seasonality (temporary/permanent)	0.04	0.551	0.03	0.632	0.06	0.386
Site	0.85	<0.001	0.82	<0.001	0.87	<0.001

(1) Kruskal's Stress-I of NMDS three-dimensional solution = 0.07, dispersion accounted for = 95 %; (2) Kruskal's Stress-I of NMDS three-dimensional solution = 0.08, dispersion accounted for = 94 %; (3) Kruskal's Stress-I of NMDS three-dimensional solution = 0.08, dispersion accounted for = 93 %).

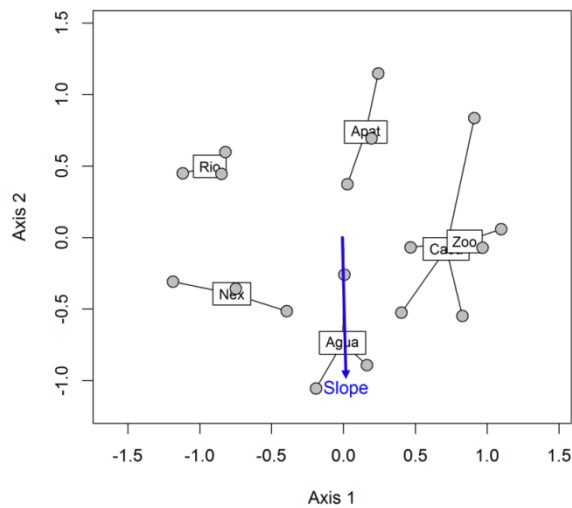


Fig. 2. Spatial heterogeneity of the standing vegetation community along six tributaries/sites to the Amacuzac River in Morelos. Figure showing results of the NMDS ordination of the standing vegetation community. Species are included in the ordination. References for species: Aca.coc: *Acacia cochliacantha*, Aca.far: *Acacia farneciana*, Aca.rip: *Acacia riparia*, Ann.squ: *Annona squamosa*, Ast.vim: *Astianthus viminalis*, Bur.gran: *Bumelia optusifolia*, Cyr.proc: *Cyrtocarpa procera*, Dap.ame: *Daphnopsis americana*, Dip.rob: *Diphysa robinoides*, Fic.ins: *Ficus insipida*, Gli.sep: *Gliricidia sepium*, Guaz.ulm: *Guazuma ulmifolia*, Inga.spu: *Inga spuria*, Leu.esc: *Leucaena esculenta*, Lic.arb: *Licania arborea*, Lys.aca: *Lysiloma acapulcensis*, Lys.div: *Lysiloma divaricata*, Lys.ter: *Lysiloma tergemina*, Pip.leu: *Piper leucophyllum*, Pith.dul: *Pithecellobium dulce*, Pro.laev: *Prosopis laevigata*, Ric.com: *Ricinus communis*, Sal.hum: *Salix humboldtiana*, Sen.occ: *Senna occidentalis*, Stem.bell: *Tabernaemontana litoralis*, Swi.hum: *Swietenia humilis*, Tab.imp: *Tabebuia impetiginosa*, Tric.hirt: *Trichilia hirta*, Ziz.amo: *Ziziphus amole*.

Woody and herbaceous soil seed bank composition

We were able to identify 10033 individuals, corresponding to 142 species from the soil seedbank at all study sites, of which 8 % were trees, 3% shrubs and 89% herbs (S3 Table). Of the total species, 87 were native (61%), 30 exotic (21%), and 25 uncertain (18%) (S3 Table). We found 131 species (3109 individuals) at temporary streams and 161 species (6924 individuals) at permanent streams, a difference which may be due to the herbaceous component of the soil seedbank. A total of 135 species were found at both temporary and permanent streams. We found 161 species in natural vegetation areas, 136 in crop areas, and 115 in both, independent of stream seasonality or season. Soil seedbank samples corresponding to the two dry seasons contained 158 species (6254 individuals), those corresponding to the rainy seasons contained 120 species (3779 individuals), and 103 species were found during both seasons, independent of the type of stream or land use.

S3 Table. Plant growth form, tree (T), shrub (Sh) and herbaceous (H) species; species importance values (IVIB), and Status, native (N), exotic (E), or uncertain (U), of riparian vegetation communities in the SSB of six tributaries to the Amacuzac River in Morelos.

Family	Species	IVIB	Lifestyle	Status
Cyperaceae	<i>Cyperus aggregatus</i> (Willd.)	17.41	H	N
Asteráceae	<i>Parthenium hysterophorus</i> L.	10.78	H	N
Asteráceae	<i>Ageratum conyzoides</i> L.	10.71	H	E
Plantaginaceae	<i>Bacopa</i> sp. 2	9.04	H	U
Commelinaceae	<i>Commelina diffusa</i> Burm. f.	8.05	H	N
Poaceae	<i>Polypogon monspeliensis</i> (L.) Desf.	7.64	H	E
Cyperaceae	<i>Cyperus iria</i> L.	7.52	H	E
Scrophulariaceae	<i>Buddleja americana</i> L.	7.15	H	N
Oxalidaceae	<i>Oxalis corniculata</i> L. Agritos.	6.96	H	N
Poaceae	<i>Digitaria bicornis</i> (Lam.) Roem. & Schultes.	6.01	H	E
Rubiaceae	<i>Crusea longiflora</i> (Willd. ex Roem. & Schult.)	5.65	H	N
Solanaceae	<i>Physalis gracilis</i> Miers.	4.02	H	N
Plantaginaceae	<i>Bacopa</i> sp. 1	3.92	H	U
Amaranthaceae	<i>Amaranthus hybridus</i> L. Quintonil.	3.64	H	N
Acanthaceae	<i>Elytraria imbricata</i> (Vahl)	3.08	H	N
Caryophyllaceae	<i>Sagina procumbens</i> L.	2.59	H	E
Poaceae	<i>Lasiacis procerrima</i> (Hack.) Hitchc.	2.55	H	N

Family	Species	IVIB	Lifestyle	Status
Boraginaceae	<i>Heliotropium procumbens</i> Mill.	2.44	H	N
Poaceae	<i>Eragrostis cilianensis</i> (All.) Vignolo ex Janchen	2.36	H	E
Poaceae	<i>Lasiacis</i> sp. 1	2.10	H	U
Boraginaceae	<i>Heliotropium curassavicum</i> L.	1.95	H	N
Poaceae	<i>Digitaria leucites</i> (Trin.)	1.89	H	N
Moraceae	<i>Ficus</i> sp. 1	1.65	T	U
Malvaceae	<i>Sida rhombifolia</i> L.	1.55	H	U
Fabaceae	<i>Desmodium sericophyllum</i> Schldtl.	1.46	H	N
Asteráceae	<i>Gnaphalium cheiranthifolium</i> Lam.	1.32	H	N
Poaceae	<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn.	1.26	H	N
Poaceae	<i>Dinebra panicea</i> (Retz.) P.M. Peterson & N.	1.26	H	N
Brassicaceae	<i>Rorippa nasturtium-aquaticum</i> (L.) Schinz & Thell.	1.18	H	E
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia hirta</i> L.	1.00	H	N
Urticaceae	<i>Pilea microphylla</i> (L.) Liebm.	0.98	H	N
Asteráceae	<i>Conyza filaginoides</i> (DC.) Hieron.	0.93	H	N
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia serpens</i> Kunth.	0.93	H	E
Amaranthaceae	<i>Amaranthus spinosus</i> L.	0.90	H	E
Campanulaceae	<i>Lobelia cordifolia</i> Hook. & Arn.	0.90	H	N
Papaveraceae	<i>Argemone mexicana</i> L.	0.90	H	N
Poligonaceae	<i>Polygonum</i> sp. 1	0.87	H	U
Mimosaceae	<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	0.82	Sh	N
Moraceae	<i>Ficus</i> sp. 3	0.81	T	U
Malvaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	0.75	T	N
Brassicáceas	<i>Diplotaxis muralis</i> (L.) DC.	0.70	H	E
Portulacaceae	<i>Portulaca oleracea</i> L.	0.69	H	E
Fabaceae	<i>Senna uniflora</i> (Mill.) H.S. Irwin & Barneby	0.55	T	E
Asteráceae	<i>Sanvitalia procumbens</i> Lam.	0.50	H	N
Cyperaceae	<i>Cyperus odoratus</i> L.	0.48	H	N
Asteráceae	<i>Acmella repens</i> (Walter) Rich.	0.47	H	N
Asteráceae	<i>Eclipta prostrata</i> (L.) L.	0.47	H	N
Scrophulariaceae	<i>Bacopa procumbens</i> (Mill.) Greenm.	0.43	H	E
Caryophyllaceae	<i>Drymaria villosa</i> Cham. & Schldtl.	0.41	H	N
Apiaceae	<i>Apium leptophyllum</i> (Pers.) F. Muell. ex Benth.	0.41	H	N
Asteráceae	<i>Acmella oleracea</i> (L.) R.K.Jansen	0.41	H	E
Asteráceae	<i>Bidens pilosa</i> L.	0.39	H	N
Asteráceae	<i>Melampodium divaricatum</i> (L. C. Rich.) DC.	0.35	H	N
Fabaceae	<i>Crotalaria longirostrata</i> Hook. & Arn.	0.35	H	N
Plantaginaceae	<i>Plantago major</i> L.	0.35	H	E
Asteráceae	<i>Bidens odorata</i> Cav.	0.35	H	N
Asteráceae	<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronq.	0.34	H	N
Rubiaceae	<i>Spermacoce pusilla</i> Wall. H	0.33	H	U

Family	Species	IVIB	Lifestyle	Status
Brassicáceas	<i>Diplotaxis virgata</i> (Cav.) DC.	0.32	H	E
Hydrophyllaceae	<i>Wigandia urens</i> (Ruiz & Pavón) Kunth.	0.32	Sh	N
Poaceae	<i>Eragrostis pectinata</i> (Michx.)	0.32	H	N
Fabaceae	<i>Nissolia fruticosa</i> Jacq.	0.31	H	N
Malvaceae	<i>Sida Malvaceae</i> L.	0.29	H	U
Fabaceae	<i>Desmodium procumbens</i> (Mill.) Hitchc.	0.29	H	N
Poaceae	<i>Echinochloa colonum</i> (L.) Link.	0.28	H	E
Primuláceas	<i>Samolus ebracteatus</i> Kunth	0.25	H	N
Asteráceae	<i>Conyza</i> sp.1	0.25	H	U
Solanaceae	<i>Solanum americana</i> Mill., Gard. Dict.	0.25	H	N
Plantaginaceae	<i>Bacopa</i> sp. 3	0.23	H	U
Scrophulariaceae	<i>Stemodia durantifolia</i> (L.) Sw.	0.21	H	N
Cyperaceae	<i>Eleocharis geniculata</i> (L.) Roem. & Schult.	0.20	H	E
Moraceae	<i>Ficus</i> sp. 2	0.20	T	U
Asteráceae	<i>Acmella radicans</i> (Jacq.) R. K. Jansen.	0.19	H	N
Convolvulaceae	<i>Ipomoea muruoides</i> Roem. & Schult.	0.19	T	N
Phrymaceae	<i>Mimulus glabratus</i> Kunth.	0.19	H	N
Chenopodiaceae	<i>Chenopodium ambrosioides</i> L. (W. A. Weber).	0.18	H	N
Fabaceae	<i>Dalea</i> sp. 1	0.18	H	U
Loasaceae	<i>Mentzelia hispida</i> Willd.	0.18	H	N
Poaceae	<i>Paspalum notatum</i> Flüggé	0.17	H	N
Onagraceae	<i>Oenothera rosea</i> L'Hér. ex Ait.	0.17	H	N
Rubiaceae	<i>Spermacoce ocymoides</i> L.	0.17	H	E
Fabaceae	<i>Crotalaria pumila</i> Ort.	0.16	H	N
Euphorbiaceae	<i>Acalypha arvensis</i> Poepp. & Endl.	0.16	H	N
Asteráceae	<i>Delilia biflora</i> Spreng.	0.16	H	N
Asteráceae	<i>Bellis perennis</i> L.	0.14	H	E
Papaveraceae	<i>Argemone ochroleuca</i> Sweet.	0.14	H	N
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp. 1	0.14	H	U
Fabaceae	<i>Dalea foliolosa</i> (Ait.) Barneby.	0.14	H	N
Convolvulaceae	<i>Ipomoea purpurea</i> (L.) Roth.	0.13	H	N
Solanaceae	<i>Nicotiana glauca</i> Graham	0.12	Sh	E
Ulmaceae	<i>Celtis caudata</i> Planchon	0.11	T	N
Oxalidaceae	<i>Oxalis alpina</i> (Rose) R. Knuth.	0.11	H	N
Portulacaceae	<i>Portulaca pilosa</i> L.	0.11	H	N
Asteráceae	<i>Taraxacum obovatum</i> (Willd.) DC.	0.11	H	N
Campanulaceae	<i>Lobelia cardinalis</i> L.	0.11	H	N
Asteráceae	<i>Tithonia tubaeformis</i> (Jacq.) Cass.	0.11	H	N
Cactaceae	<i>Opuntia decumbens</i> Salm-Dyck.	0.10	H	N
Asteráceae	<i>Tagetes lucida</i> Cav.	0.10	H	N
Lamiaceae	<i>Asterohyptis stellulata</i> (Benth.) Epling	0.10	Sh	N

Family	Species	IVIB	Lifestyle	Status
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia</i> sp. 1	0.09	H	U
Verbenaceae	<i>Verbena carolina</i> L.	0.09	H	N
Poaceae	<i>Oplismenus undulatifolius</i> (Ard.) P. Beauv.	0.09	H	E
Cupressaceae	<i>Taxodium mucronatum</i> Ten.	0.08	T	N
Asteráceae	<i>Conyza sophiifolia</i> Kunth.	0.08	H	N
Poligonaceae	<i>Polygonum tomentosum</i> Willd.	0.08	H	N
Fabaceae	<i>Indigofera cuernavacana</i> Rose	0.08	Sh	N
Capparaceae	<i>Cleome chilensis</i> DC.	0.08	H	N
Aspleniaceae	<i>Asplenium trichomanes</i> L.	0.07	H	E
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp. 3	0.07	H	U
Asteráceae	<i>Bidens bigelovii</i> A. Gray.	0.06	H	N
Asteráceae	<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist.	0.06	H	N
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia</i> sp. 2	0.06	H	U
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp. 2	0.06	H	U
Fabaceae	<i>Aeschynomene americana</i> L.	0.06	H	N
Poaceae	<i>Cenchrus pauciflorus</i> Benth.	0.06	H	N
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia</i> sp. 3	0.06	H	U
Melastomaceae	<i>Tibouchina pringlei</i> Rose.	0.06	H	E
Poligonaceae	<i>Polygonum acuminatum</i> Kunth.	0.05	H	N
Lamiaceae	<i>Hyptis suaveolens</i> (L.) Poit.	0.05	H	N
Asteráceae	<i>Acmella</i> sp.1	0.05	H	E
Plantaginaceae	<i>Bacopa monnieri</i> (L.) Wettst.	0.05	H	E
Campanulaceae	<i>Lobelias</i> sp.1	0.04	H	U
Urticaceae	<i>Urtica dioica</i> L.	0.04	H	N
Burseraceae	<i>Bursera copallifera</i> (D.C.) Bullock	0.03	T	N
Moraceae	<i>Ficus</i> sp. 4	0.03	T	U
Poaceae	<i>Panicum trichoides</i> Sw.	0.03	H	N
Pteridaceae	<i>Pteris vittata</i> L.	0.03	H	E
Convolvulaceae	<i>Ipomoea pauciflora</i> M. Martens & Galeotti	0.03	T	N
Cyperaceae	<i>Cyperus rotundus</i> L.	0.03	H	E
Fabaceae	<i>Desmodium tortuosum</i> (Sw.) DC.	0.03	H	E
Asteráceae	<i>Sonchus oleraceus</i> L.	0.03	H	E
Rubiaceae	<i>Spermacoce assurgens</i> Ruiz & Pav.	0.02	H	N
Solanaceae	<i>Datura stramonium</i> L.	0.02	H	N
Lythraceae	<i>Cuphea aequipetala</i> Cav.	0.02	H	N
Convolvulaceae	<i>Evolvulus alsinoides</i> (L.) L.	0.02	H	N
Zygophyllaceae	<i>Kallstroemia rosei</i> Rydb.	0.02	H	N
Onagraceae	<i>Oenothera biennis</i> L.	0.02	H	N
Asteráceae	<i>Sonchus arvensis</i> L.	0.02	H	N

Effects of physical environmental variables on soil seed bank

Effects on the woody soil seed bank assemblage

The woody soil seedbank community was significantly different among sites (pseudo-F = 4.83, $p < 0.001$). The CAP ordination showed that height had no significant effect on the woody soil seedbank community (pseudo-F = 0.70, $p = 0.784$). After combining distances within transects, higher order effects were analyzed (see materials and methods). The analysis of the hierarchical design of surface flow permanence (temporary vs. permanent streams) and land use (natural vegetation vs. crop areas) with PERMANOVA analyses showed that none of the factors was statistically significant (pseudo-F = 0.35, $p = 0.902$; pseudo-F = 0.98, $p = 0.425$; respectively); neither was the interaction term land use \times surface flow permanence (pseudo-F = 0.95, $p = 0.418$). In contrast there was a significant effect of season (pseudo-F = 11.30, $p = 0.001$; Fig. 3); but not of the interaction term surface flow permanence \times season (pseudo-F = 1.67, $p = 0.107$).

In order to achieve a better knowledge on woody soil seedbank community processes under natural vegetation and crop areas we performed separated statistical analyses on each land use levels. In natural vegetation areas the CAP ordination analysis showed no significant effect of height (pseudo-F = 0.62, $p = 0.788$). PERMANOVA analyses indicated no significant effects of surface flow permanence on woody seedbank communities (pseudo-F = 1.12, $p = 0.506$). In contrast there was a significant effect of season (pseudo-F = 5.39, $p = 0.002$) and a marginal significant effect of the interaction term surface flow permanence \times season (pseudo-F = 1.93, $p = 0.054$). In cultivated areas PERMANOVA analyses showed no significant effect of surface flow permanence (pseudo-F = 0.33, $p = 0.980$); neither of season (pseudo-F = 11.68, $p = 0.120$) on woody seedbank communities. In contrast there was a significant effect of the interaction term surface flow permanence \times season (pseudo-F = 4.25, $p = 0.025$) on woody seedbank communities.

The indicator species analysis showed that *Taxodium mucronatum* is a representative species of riparian woody soil seedbanks in dry seasons (IndVal: 0.85, $P = 0.003$). We did not find statistically significant indicator species for land use or surface flow permanence factors.

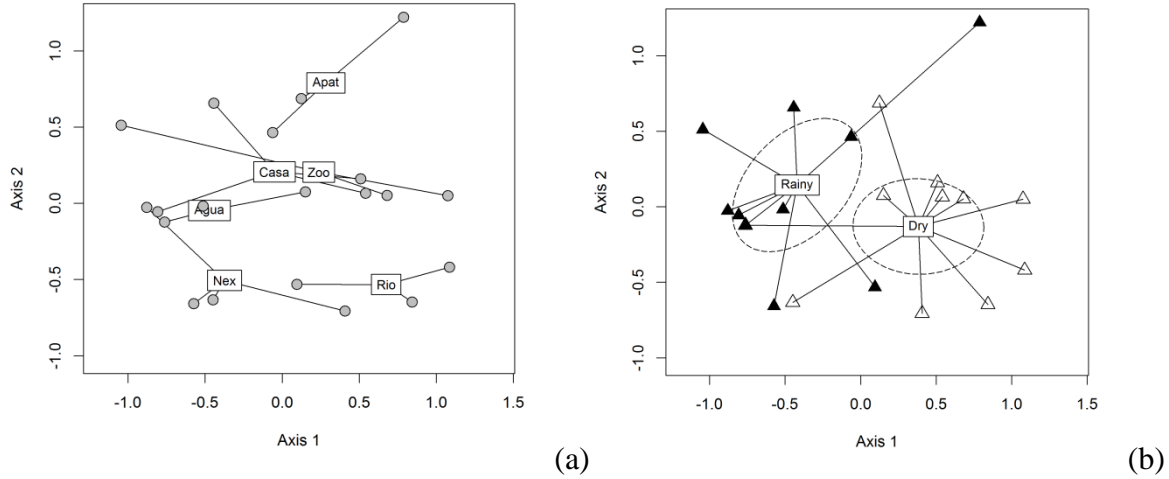


Fig 3. Spatial and temporal heterogeneity of the woody component in the soil seedbank in six tributaries/sites to the Amacuzac River in Morelos. Figure showing spatial variation, represented by differences between sites and temporal variation, represented by differences between dry and rainy seasons of woody species assemblages in soil seedbanks, using NMDS ordination. References for species: Aca.far: *Acacia farneciana*, Cel. cau: *Celtis caudata*, Fic.sp1: *Ficus* sp1, Fic.sp2: *Ficus* sp2, Fic.sp3: *Ficus* sp3, Guaz.ulm: *Guazuma ulmifolia*, Ind. cue: *Indigofera cuernavacana*, Ipo. mur: *Ipomoea murucoides*, Nic. gla: *Nicotiana glauca*, Sen. uni: *Senna uniflora*, Tax muc: *Taxodium mucronatum*.

Effects on the herbaceous soil seed bank assemblage

The herbaceous soil seedbank community was significantly different among sites (pseudo-F = 3.74, $p = 0.013$). The CAP analysis showed that height above river level had a significant effect on the seed community of herbaceous species in the soil seedbank (pseudo-F = 1.83, $p = 0.026$). After combining distances within transects, higher order effects were analyzed (see materials and methods). All terms were statistically significant, season (pseudo-F = 3.59, $p < 0.001$; Fig. 4A), land use: natural vegetation vs. crop areas (pseudo-F = 5.29, $p < 0.001$; Fig. 4B), surface flow permanence: temporary vs. permanent streams (pseudo-F = 6.37, $p = 0.002$; Fig. 4C), and the interaction term land use \times surface flow permanence (pseudo-F = 2.35, $p = 0.002$). In contrast, the interaction term surface

flow permanence \times season was not statistically significant (pseudo-F = 1.05, $p = 0.391$). We report that the permutational analysis of dispersion was significant for the factor surface flow permanence (betadisper pseudo-F = 11.52, $p = 0.001$), indicating unequal variances between permanent and temporal rivers. However, trends are visible in the NMDS plot, as herbaceous soil seedbank community samples were more tightly clustered in permanent compared to temporal rivers.

Separated statistical analyses on each land use level showed that in natural vegetation areas the herbaceous community in soil seedbanks was affected by height as has been shown by CAP ordination (pseudo-F = 1.79, $p = 0.013$), contrasting with the result of the woody community in soil seedbanks. Additionally, PERMANOVA analysis showed significant effects of surface flow permanence and season on the herbaceous seed assemblage in soil seedbanks (pseudo-F = 4.62, $p = 0.006$ and pseudo-F = 2.98, $p < 0.001$, respectively), but not surface flow permanence \times season (pseudo-F = 0.76, $p = 0.821$). In cultivated areas there were significant effects of surface flow permanence (pseudo-F = 3.43, $p < 0.044$), season (pseudo-F = 3.41, $p < 0.001$) and the interaction term surface flow permanence \times season (pseudo-F = 1.63, $p = 0.025$).

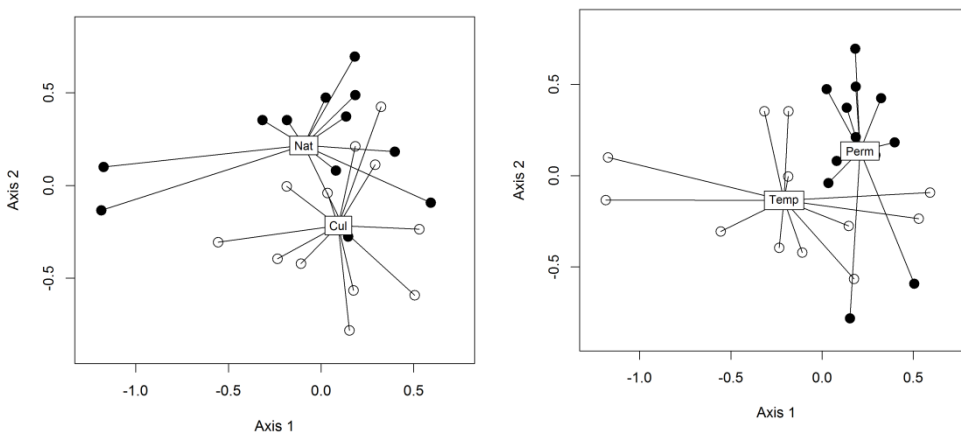


Fig 4. Figures showing factor adjustment on the NMDS ordination for the herbaceous species assembly in the SSB. Significant differences between sites and effect of slope (a); between land use: natural vegetation (Nat) and crop areas (Cul), (b), and between flow seasonality: temporary (Temp) and permanent (Perm) streams. References for sites: Apat: Apatlaco, Casa: Casahuatlán, Zoo: Zoofari, Agua: Agua Salada, Nex: Nexpa, Rio: Rio Seco. Circles of dotted lines represent the 95% confidence limits.

The indicator species analysis showed that *Polygonum tomentosum*, *Commelina diffusa* and *Desmodium sericophyllum* were characteristic of natural vegetation areas, and that *Cyperus aggregatus*, followed by *Cyperus iria* and *Parthenium hysterophorus* were the most distinctive to permanent streams (additional species are listed in Table 4).

Table 4. List of representative herbaceous species in the riparian SSB resulting from the Indicator Species Analysis; comparison between natural vegetation and crop areas, and permanent and temporary streams.

Condition	Species	IndVal	P
Natural vegetation area	<i>Polygonum tomentosum</i> Willd.	0.788	0.01
	<i>Commelina diffusa</i> Burm. f.	0.853	0.029
	<i>Desmodium sericophyllum</i> Schldtl.	0.729	0.044
Permanent rivers	<i>Cyperus aggregatus</i> (Willd.) Endl.	0.997	0.001
	<i>Cyperus iria</i> L.	0.979	0.001
	<i>Parthenium hysterophorus</i> L.	0.912	0.001
	<i>Conyza filaginoides</i> (DC.) Hieron.	0.905	0.001
	<i>Amaranthus spinosus</i> L.	0.848	0.034
	<i>Polygonum acuminatum</i> Kunth.	0.816	0.002
	<i>Plantago major</i> L.	0.774	0.011
	<i>Samolus ebracteatus</i> Kunth.	0.764	0.007
	<i>Verbena Carolina</i> L.	0.763	0.005
	<i>Polygonum tomentosum</i> Willd.	0.75	0.025
	<i>Chenopodium ambrosioides</i> L. (W. A. Weber).	0.728	0.014
	<i>Mercadonia procumbens</i> Novara, L. J. & F. C. Juárez.	0.722	0.028
	<i>Diplotaxis muralis</i> (L.) DC.	0.699	0.034
	<i>Eclipta prostrata</i> (L.) L.	0.682	0.031
	<i>Solanum americanum</i> Mill.	0.655	0.044

Effects of physical environmental variables on soil seed abundances

Mixed-model analysis showed significant effects of year, height, season, surface flow permanence and of the land use x surface flow permanence interaction term. However, no significant results were found for the two-way interaction terms, season x height, surface flow permanence x height, season x land use, season x surface flow permanence, and the three-way interaction season x surface flow permanence x land use (Table 5). We found a

negative relationship between height and seed abundance (Fig. 5). Because land use history may alter ecological processes significantly we proceed to perform extended separated statistical analyses on each land use level in order to identify possible impacts of key environmental factors on plant community abundances in the natural and agricultural areas and thus, better understand seedbank processes.

In natural vegetation areas mixed-model analysis showed significant effects of year, height, season, surface flow permanence, and the height x season interaction term on the seed abundance in the soil seedbank. However, no significant result was found for the surface flow permanence x season and height x surface flow permanence interaction terms on seed abundance (Table 6). The significant result of the height x season interaction was due to a steeper negative relationship between height and seed abundance during the dry season than during the rainy season. In contrast, model fitted on the seed abundance from crop areas (without incorporating the covariable height, because these corresponded to flat areas) showed only two factors that were statistically significant, season and surface flow permanence. Additionally, we found no significant variation between years and of the interaction term surface flow permanence x season (Table 7) in crop areas.

Table 5. Results of the mixed-model analysis used to assess the effects of physical environmental variables on total seed abundances in riparian SSB in two consecutive years. Significant effects are highlighted in bold.

Effect	df	F	P
Year	1, 6	6.97	0.0385
Height (h)	1, 132	14.47	< 0.001
Season (Se)	1, 648	42.30	< 0.001
Surface flow permanence (SFP)	1, 6	10.23	0.019

Land use (LU)	1, 35	0.09	0.772
SFP x LU	1, 30	6.18	0.019
H x Se ⁽¹⁾	1, 648	3.36	0.0672
H x SFP ⁽¹⁾	1, 123	0.36	0.550
Se x LU ⁽¹⁾	1, 648	0.79	0.375
SFP x Se ⁽¹⁾	1, 648	0.39	0.530
Se x SFP x LU ⁽¹⁾	1, 648	0.003	0.957

⁽¹⁾ Terms dropped from the full model

Fig. 5. Relationship between slope and seed abundance of herbaceous and tree species in the soil seedbank of tributary streams to the Amacuzac River, Morelos. Shaded areas represent the 95% confidence limits.

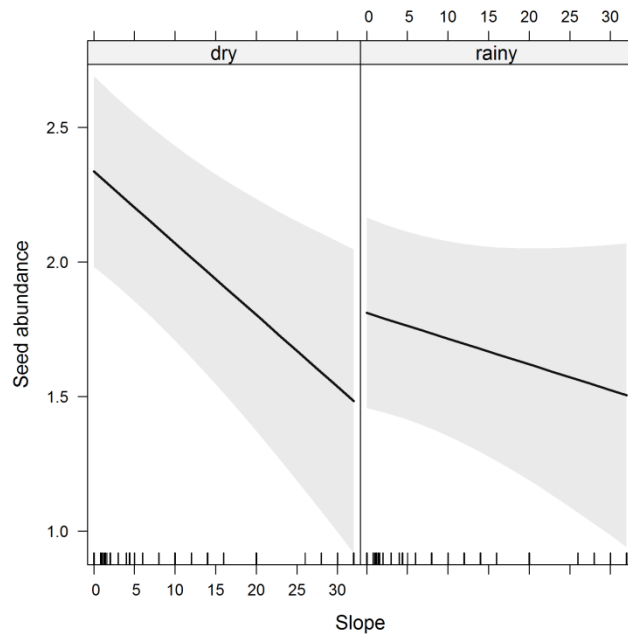


Table 6. Results of the mixed-model analysis used to assess the effects of physical environmental variables on total seed abundances in riparian soil seedbanks from natural vegetation areas in two consecutive years. Significant effects are highlighted in bold.

Effect	df	F	P
Year	1, 18	8.58	0.009
Height (H)	1, 21	9.20	0.003
Season (Se)	1, 336	27.01	< 0.001
Surface flow permanence (SFP)	1, 6	8.72	0.027
H x Se	1, 324	4.37	0.037
SFP x Se ⁽¹⁾	1, 336	0.18	0.675
H x SFP ⁽¹⁾	1, 203	2.92	0.089

⁽¹⁾ Terms dropped from the full model

Table 7. Results of the mixed-model analysis used to assess the effects of physical environmental variables on total seed abundances in riparian soil seedbanks from crop areas in two consecutive years. Significant effects are highlighted in bold.

Effect	df	F	P
Season (Se)	1, 336	19.91	< 0.001
Surface flow permanence (SFP)	1, 6	8.30	0.028
Year	1, 6	4.43	0.080
SFP x Se ⁽¹⁾	1, 336	0.22	0.638

⁽¹⁾ Term dropped from the full model

Discussion

Vegetation communities in tropical dry forests riparian corridors of the Amacuzac River basin showed a clear pattern of spatial differentiation in the standing woody vegetation community as well as the tree and herbaceous components in the soil seedbank. This pattern was consistent with the great spatial heterogeneity inherent of tropical dry forests in Mexico [30]. Our results do not support the suggested homogenizing effect of rivers on riparian plant assemblages (the effects of floods as a process that reduce spatial variability) [85,86,87,88,89], but rather with the results of Esper-Reyes et al. [31], which showed varied species assemblages and seed abundance dispersed by the Amacuzac river throughout the year. We also found that other key physical/environmental variables and factors such as, land use, surface flow permanence, season, height or elevation above river, and year had significant influences on riparian species assemblages and/or seed abundances in both the herbaceous and tree components of the riparian germinable soil seed bank. Thus, according to [90], our results suggest that the high spatial differentiation of riparian vegetation assemblages may be a consequence of several key physical/environmental conditions that may be acting together but differently on the standing woody vegetation and the soil seed bank, creating diverse niches for plant species and at the same time, that the expression of this variability occurs preferably in areas with natural riparian vegetation.

Effects of physical environmental variables on standing vegetation

Elevation above river (height) calculated from the slope and the distance to the river provides a relevant proxy of water availability and flooding stress for plants and allows comparisons with previous results that used this metric on riparian plant communities [e.g., 91,92,60, among others]. Height was the only environmental condition affecting abundance, DBH and coverage of the standing vegetation species assemblage. Species associated with steep slopes might be affected by a gradient of soil characteristics such as water availability [93,94], nutrients [95,96,97] and soil texture [98,99]. Standing woody species may also be affected by fluvial erosion of streambanks, which could be positively associated with steepness, especially when the river reaches its maximum height. Additionally, height may affect the amount of seeds deposited by the river and safe sites for germination, and thus may potentially influence the regeneration of trees through the availability of seedlings of several species.

We found no effect of surface flow permanence on the standing vegetation species assemblage, although some studies show the contrary [61]. We expected that main differences could arise due to plants' water-stress on temporary rivers during dry seasons; however our results could indicate that many woody species in riparian tropical dry forests may rely more on subsurface and deep flows, as found in other systems [100]. On the other hand, in support of our results, we would not expect differences related with surface flow permanence if the amount of seeds deposited could have some deterministic effect, both on composition and abundance of species of the standing woody vegetation. This is because riparian corridors of temporary and permanent streams receive their main seed load during rainy seasons when both temporary and permanent streams are flowing [31], and therefore,

the seasonal lack of water flow is not relevant for the arrival of most seeds. This mechanism is critical for vegetation community dynamics, since it avoids dispersal limitation and highlights the critical role of flooding in shaping patterns of seed deposition along the riparian corridor [44]. The interaction between surface flow permanence and height has not a key effect on standing vegetation communities, at least for abundance and DBH criteria. However, it shows a significant result for coverage. We could suppose that tree coverage is a sensitive characteristic closely related to the need to have constant humidity under soil surface [101,102,103], that in places with intermittent surface flow would be limited depending on elevation of the river level (slope and distance to the river). It has been shown that soil moisture on a catchment scale exhibits a high degree of variability in space and time and is influenced by a number of factors, such as topography [104,105] soil properties [106] and land cover/vegetation [107]. One would suppose plant distribution should be influenced by soil moisture content, and that species that inhabit communities at the edge of streams have more water availability than those far away [108]. It has been shown however that some mature trees at river edges may use little or almost no surface water, but rather extract it from deep-water strata [100]. Many plants are able to use water from the subsurface soil moisture, if it is abundant, and switch to deeper sources when the surface dries [109]. At our study sites, the water landscape is characterized by high numbers of springs suggesting that superficial flows were not the only source of water [110]; therefore, we may suggest that surface flow permanence did not limit water availability for standing vegetation or influence the riparian woody species community but depending on the height at which vegetation is located it can probably influence coverage in some species [101].

Effects of physical environmental variables on soil seedbanks

Land use.- The herbaceous, but not the woody composition assemblages in soil seedbanks were strongly affected by land use. The woody assemblage in cultivated sites (without trees) was similar to that of natural vegetation areas. This would indicate that dispersion either by hydrochory and/or seed shadows of woody species reaches distances that exceed the spatial scale of separation between the two land use conditions studied (cultivated vs. natural areas). Another contributing factor to non-differences could be that seeds of riparian woody species may form seedbanks [111] that persist on cultivated zones, and/or that cultivated and natural forest areas are susceptible of flooding when the river reaches its maximum height. In four of our study sites, agriculture has been continuous for at least the past 32 years; in the other two sites it has been continuous for 14 and 21 years. Our results are in contrast to those of a study carried out in tropical dry forests in Ethiopia that shows declining contribution of woody species to the soil seedbank from 5.7% after seven years to 0% after 53 years of continuous cultivation following deforestation [112]. Apparently, an increasing period of continuous cultivation following deforestation could drive the disappearance of native woody species from soil seedbanks in Ethiopia, since seed contribution may depend on tree species' seed shadows. In our study system however, tropical dry forests riparian habitats are subjected to flooding, functioning as the main alteration factor delivering seed loads and playing a key role for successful maintenance of seed species in the soil seedbank.

The herbaceous community composition, on the other hand, was different between crop and natural vegetation areas. This can be explained by the great abundance of

reproductive herbaceous plants, mainly exotic, that are characteristic of disturbed-cultivated sites [112]. We attribute the high herbaceous species richness found in soil seedbanks at our study sites to the varied agroecosystems developed on the land traversed by the Amacuzac River tributaries. For example, the expansion of rice production into the region [113,51], is commonly related to high numbers of exotic herbaceous species. Several studies show that the invasion of exotic species associated with anthropogenic disturbance increases exotic propagule input [51,114,115]. This pattern of dominance by non-native species is common to many riparian systems in the world [51,116,117] and represents a challenge for the conservation of tropical dry forests biodiversity. As a consequence, in many countries active removal or control of exotic species has been recently proposed as an important component of river management and restoration activities [e.g. 47,118,119]; however long-term monitoring of control methods of target invasive species is necessary to implement in order to avoid secondary invasions of non-target weeds in riparian zones [120]. Riparian vegetation in Mexican tropical dry forests is not an exception to that pattern. In contrast to other more developed economies in the world, Mexico has a rich tradition of ethnobotanical knowledge that includes non-native plants as edible and medicinal resources, providing an important livelihood to local inhabitants [121, 122]. This resource will be threatened if non-native plants are eradicated or limited, a controversial issue that needs further development for the design of conservation policy in this country.

Land use history has the potential to alter ecological processes thus, separated analyses in the natural and agricultural areas of the effects of environmental variables on the woody and herbaceous seed assemblages may provide a better understanding on seedbank processes. In the general analysis, season showed a significant effect on both, the

woody and the herbaceous assemblages in soil seedbanks; however in the extended analysis we found that season had no significant effect on the woody assemblage of cultivated areas. The uniformity of the woody assemblage in the soil seedbank of crop areas along the year may be resulting from river overflows, as we have mentioned before. The river can easily penetrate these areas since they do not have steep slopes. This does not seem to occur with the woody and the herbaceous species assemblage in the soil seedbank of natural vegetation areas or with the herbaceous assemblage of crop areas, for which the seasonality effect is significant. Probably, this may be resulting from a seasonal dispersion of herbs and by the particular management practices in crop areas; on the other hand, natural vegetation areas may be functioning as filters for the arrival and accumulation of seeds in general. Stream riparian zones are characterized by steep hydrological gradients likely to promote environmental filtering, and by spatiotemporal variation in the arrival of propagules likely to promote dispersal filtering. Both have been shown to be important determinant of species distributions and vegetation patterns along early successional riparian gradients [123].

The other contrasting result with the general analysis was that the interaction term surface flow permanence \times season had not shown significant results neither for the woody, nor for the herbaceous component of soil seedbanks. Similarly, in terms of seed abundance in soil seedbanks, this interaction did not present significant effects either in natural vegetation or in crop areas. Contrasting, when analysis is separated according to the type of land use, there appears significant effects of the interaction term either, in woody seed assemblages of natural vegetation and crop areas, and in the herbaceous seed assemblage of crop areas. Apparently, assemblages of seed species will vary in soil seedbanks whether it corresponds to an intermittent stream in dry or rainy season, or whether it is a permanent

stream in dry or rainy season. In addition to this variability, species assemblages in crop areas must also be responding to the types of management carried out in them. Respecting tree assemblages, this could be an important aspect in terms of vegetation management or restoration practices that can be done according to the season and the type of tributary river considered. However, the interaction between surface flow permanence and season had no effect on the herbaceous assemblage in soil seedbanks of natural vegetation areas, in other words, there is no dispersal or environmental filtering for the widely distributed herbs in riparian natural vegetation [123].

Surface flow permanence.- We did not find differences in the woody composition in the soil seedbank related to surface flow permanence, which can be explained –as was already mentioned above for standing vegetation– by the fact that in these riparian corridors the main seed dispersal period occurs during rainy seasons for both temporary and permanent streams [31]. In contrast, the herbaceous communities in the soil seedbank were sensitive to the permanent vs. temporary character of streams. Herbaceous species rapidly colonize the shorelines because they are commonly water restricted; therefore, they prefer environments with permanent water presence [124]. Due to the fast growth and turnover rate, herbaceous species are very well adapted to these areas, which are subjected to continuous environmental changes. These results were consistent with the extended analysis. We found that surface flow permanence had important effects on total seed abundance either in natural vegetation or in cultivated areas. Because in riparian corridors seed movement is mainly lead by running water, permanent stream environments will show high seed abundances.

Season.- Season had a marked effect on total seed abundance either, in natural vegetation and crop areas, and affected the woody and the herbaceous community composition in soil seedbanks. However, extended analyses that particularly investigated the effect of variables in natural vegetation and crop areas showed no effect of season on the woody seed assemblage of cultivated areas. Interspecific differences in tree and herb dispersion phenology in Mexican tropical dry forests [125] and in the study region [126] may influence seed composition and numbers that would be available in the environment. Commonly, in this mexican tropical dry forests matrix tree species show a marked seed dispersal peak during dry seasons [125,127] which is related to windy seasons; however the river showed differential seed dispersal composition and abundance in this region [59] that was greater during the rainy seasons than in the dry ones. As mentioned above (Land use section) when rivers overflow spread seed communities that will accumulate in the soil seedbank. Seeds of herbaceous, pioneer species and principally exotic species, in contrast to woody species generally have small seeds that growth fast in open conditions [128,129]; they also are adapted to tolerate drought [130], and therefore, season may have a more evident effect on herbaceous than on woody seed assemblages.

The tree *Taxodium mucronatum* was the most representative species along tropical dry forests riparian corridors in Morelos, and we found that it was the most representative in the soil seedbank during dry seasons. Esper-Reyes et al's [59] results indicated that seeds of *T. mucronatum* were always present in the environment and dispersed by the river during rainy and dry seasons. In contrast, it has been shown that in the U.S.A., the closely related species *T. distichum* (L.) L.C. Rich, is sensitive to climatic and hydrological changes

[131,132,133,134,135], and to the effects of stream channelization, inhibiting population maintenance [136].

Height.- We found a marked effect of height on total seed abundance and on the herbaceous assemblage composition, but not on that of the woody assemblage in the soil seedbank. The herbaceous assemblage composition was sensitive to height; herbaceous species rapidly colonize humid shorelines that allow them to grow quickly in areas which are subjected to continuous changes and impacts. The lack of height effect on the woody assemblage composition may be a consequence of the river's potential to completely inundate the riparian corridor. Riis et al [137] mentioned that depending on the elevation and the distance to the river, there would be two mechanisms that work in opposite ways; near the river we would expect that greater water flow would result in greater quantity of seeds deposited on the shorelines, but this effect could be counteracted by higher current velocity causing a shear stress and the removal of most seeds from these sites. The presence of these two mechanisms may result in no changes of the composition and abundance of species along the distance/height gradient.

We also found an important season \times height interaction effect on seed abundance in natural vegetation areas, since crop areas do not present topographical slopes. Total seed abundances in the soil seedbank were higher during dry seasons, in permanent streams and at low height values, when compared with other environmental conditions. The effect of steepness depended on season; height was very important in dry seasons, but not in rainy seasons; and in natural vegetation areas. In this ever-changing riparian environment, dry seasons represent periods of settlement, when soil seedbanks are full of seeds brought and dispersed by rivers during rainy seasons, and it is at this period when the effect of the

elevation above the river level is evident in total seed numbers. This result also suggests that in rainy seasons, river flow levels can reach the higher parts of riparian corridors, dragging seed loads with it. In general, most seeds were deposited along the shores, where lower steepness allows inundation, and this is evident for dry seasons. Contrastingly, the effect of height above river level is independent of whether the river is temporary or permanent (superficial flow permanence) on seed abundances in the soil seedbank.

We also found that total seed abundances varied between the two years of the study. We suggest this may be the result of any process related to inter-annual plant phenology variation, as well as to inter-annual river flow variations, both of which may be affected by a complex topography and the heterogeneous distribution of rains at regional scales. The temporal and spatial variability of species abundance and composition of the riparian vegetation soil seedbank could be a main factor that explains the extraordinarily high alpha and beta diversity of Mesoamerican tropical dry forests [138], in which riparian vegetation is immersed. In crop areas the effect of year differences on seed abundance in soil seedbanks is not evident and this may be a result of management practices on these areas.

Geomorphologically suitable for crop establishment and agricultural developments, tropical dry forests riparian vegetation covers the discharge area of many rivers constituting the most productive landscape in the studied region [139], and have a long history of changes in land use mainly related to the sugarcane production [140]. Therefore, common problems have historically involved high anthropogenic pressure and natural disasters of overflowing rivers [21,141]. This is also evidenced from the representative herbaceous species in the riparian soil seedbanks resulting from the indicator species analysis in this study, in which three non-native species- *Polygonum tomentosum*, *Commelina diffusa* and

Desmodium sericophyllum- were representative of natural vegetation areas. The seeds of *P. tomentosum* are characteristic for having a short viability time [142], so they are viable in open spaces and need enough light to germinate [143]. Likewise, *C. diffusa* is an indicator plant of cultivated and humid areas and *D. sericophyllum* is an herbaceous plant associated with rice crops in Vietnam [144]. These herbaceous species seem to thrive well in half-shade humid environments. Some of these species have been found associated with forests and even sub-deciduous forests in ravines and therefore we assume that they receive less light [145]. Indicator species of permanent rivers were common seed species found on the banks of irrigation channels and drainage, ruderal sites, in croplands with irrigation and in general, associated with marshes and wetlands [146,147,148,149].

Finally, we want to acknowledge some potential limits of this study, for example, the seedling emergence method used of 3-month period captures the germinable seed bank, that is, those species that readily germinate in response to favourable conditions. Thus, this method may fail to detect those species with long-term physical or chemical dormancy. We think our results show an interesting perspective about the environmental drivers of riparian vegetation and seedbanks in tropical systems, commonly less studied than boreal and temperate ones. This may contribute to define innovative strategies for their conservation.

Conclusions

In contrast to standing vegetation, soil seedbank communities along tributary streams of tropical dry forests were vulnerable to distinct environmental factors such as seasonal variations, surface flow permanence, height and anthropogenic alteration [61]. Our results, highlight that both the composition and the abundance of the herbaceous assemblage in soil seedbanks have an important indicator value for determining the conservation status of

riparian vegetation along tributaries of tropical dry forests. Our results also suggest that in terms of seed abundances most variables evaluated are evident in natural vegetation areas that provide spatial variability, therefore we highlight the conservation value that stress the need to maintain these areas.

Trees are considered the most important elements in riparian ecosystems [143], providing landscape diversity [151] and playing an important role in the dynamics of wetland ecotones [152]. It has been argued that understanding the dynamics of long-lived trees that function as “engineer species” in riparian or xero-riparian environments provides a solid basis for ecosystem management [153]. In our study, only 40% of the woody component in soil seedbanks was represented in the standing vegetation, which is a common pattern reported in several studies [36,154,155,156]. The herbaceous community dominated soil seedbanks at all sites in terms of abundance and richness; in particular, soil seedbanks of cultivated areas did not differ in abundance from natural vegetation areas, but they differed in community composition, and in the effect that some variables and factors have on their soil seedbanks.

Increasing attention and knowledge on vegetation dynamics at tributary rivers is an important element required for successful restoration efforts and for the placement of riparian buffers that could reduce nutrient losses to streams [156]. Herbaceous communities are of ecological relevance for riparian restoration initiatives; they are abundant, have short life cycles and are mostly considered pioneer species [157]. Their primary function is the protection of bare soils, preventing soil erosion by water flows and wind [158]. It has been argued that directed succession, a common restoration tool in a number of human-modified habitats, may be less efficient in riparian zones because they are dynamic in nature and

suffer from continuous propagule pressure from non-native species [51]. Restoration of riparian corridors should not attempt to reconstruct an ecosystem by returning it to some previous condition, which is mostly unknown in riparian habitats, but rather to maintain river health and key ecosystem services [51]. Thus, herbaceous plants may play a significant role in the promotion and establishment of new seedlings by facilitating this procedure and by fixing sediments on river banks, therefore increasing soil organic matter [153].

The consistent spatial heterogeneity pattern found in vegetation dynamics characteristic of the Amacuzac River tributaries suggests that the environmental local conditions identified in this study are critical factors that must be considered for any management and conservation strategy to be implemented in river corridors and highlights the conservation values of temporary and permanent tributary rivers in the region. The finding of this ubiquitous character allows us to suppose the constant creation and availability of diverse ecological niches along riparian tributaries for plant species, and this may contribute to define innovative strategies for their conservation and restoration. This study provides evidence that both, at a regional and local scale, such as topographic variations, abiotic factors correlate with variations in plant biodiversity. These spatial variations are indicative of the great biodiversity of tropical dry forests in Mesoamerica, as widely discussed in this article.

Acknowledgments

We want to thank the communities living along the tributaries of the Amacuzac River for their permission and willingness to allow us to enter their properties. We also thank Lynna

Kiere and Caroline Carlslake who reviewed the English version of this manuscript and are grateful to four anonymous reviewers of a previous version of this manuscript. We appreciate the logistical support provided by Ms. and Mr. Cardinale, Malena and 'Gaucho', Ch. Cantu and Martino Gastelum.

References

1. Nilsson C, Svedmark M. Basic principles and ecological consequences of changing water regimes: riparian plant communities. *Environmental Management*. 2002;30(4): 468- 480.
2. Tabacchi E, Correll DL, Hauer R, Pinay G, Planty-Tabacchi A-M, Wissmar RC. Development, maintenance and role of riparian vegetation in the river landscape. *Freshwater Biology*. 1998;40: 497-516.
3. Bourgeois B, Gonzalez E, Vanasse A, Aubin I, Poulin M. Spatial processes structuring riparian plant communities in agroecosystems: implications for restoration. *Ecological Applications*. 2016;26: 2103-2115.
4. Nilsson Ch, Brown RL, Jansson R, Merritt DM. The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation. *Biological Reviews*. 2010;85: 837-858.
5. Bourgeois B, Boutin C, Vanasse A, Poulin M. Divergence between riparian seed banks and standing vegetation increases along successional trajectories. *Journal of Vegetation Science*. 2017;28: 787-797.
6. Schultz RC, Isenhardt TM, Simpkins WW, Colletti JP. Riparian forest buffers in agroecosystems-lessons learned from the bear creek watershed, central Iowa, USA. *Agroforestry Systems*. 2004;61: 35-50.
7. Dwire KA, Lowrance RR. Riparian ecosystems and buffers-multiscale structure, function, and management: introduction. *Journal of the American Water Resources Association*. 2006;42(1): 1-4.
8. Neitsch SL, Arnold JG, Kiniry JR, Williams JR. Soil and water assessment tool theoretical documentation. Grassland, soil and water research laboratory o agricultural research service. Texas, USA. 2005.
9. González-Barrios JL, Vandervaere JP, Descroix L, Sanchez I. Impacto del cambio de uso del suelo en la hidrodinámica superficial de una cuenca receptora de agua. *Retos de la investigación del agua en México, México*. 2011. pp.105–13.
10. Chávez TW. Análisis hidrológico ante impactos del cambio climático y cambios de

uso del suelo en la cuenca del río Compasagua, Nicaragua. Tesis de posgrado, centro agronómico tropical de investigación y enseñanza, Costa Rica. 2012.

11. Esquivel-Puente PS, Cobián-Guerra VH, Fierro-Ferriño AL. Análisis de escenarios de cambio y uso del suelo en la cuenca urbana y su relación con el escurrimiento. XXII Congreso Nacional de Hidráulica. 2012;5: 1–7.
12. Poff NL, Allan JD, Bain MB, Karr JR, Prestegard KL, Richter BD, Sparks RE, Stromberg JC. The natural flow regime: a paradigm for river conservation and restoration. *Bioscience*. 1997;47(11): 769–84.
13. Magliano PN, Fernández RJ, Giménez R, Marchesini VA, Páez RA, Jobbágy EG. Cambios en la partición de flujos de agua en el Chaco árido al reemplazar bosques por pasturas. *Ecología Austral*. 2016;26(2): 95-106.
14. Lammert M, Allan JD. Assessing biotic integrity of streams: effects of scale in measuring the influence of land use/cover and habitat structure on fish and macroinvertebrates. *Environmental Management*. 1999;23(2): 257-270.
15. Dovciak AL, Perry JA. In search of effective scales for stream management: does agroecoregion, watershed, or their intersection best explain the variance in stream macroinvertebrate communities? *Environmental Management*. 2002;30(3): 365-377.
16. Williams CJ, Pierson FB, Spaeth KE, Brown JR, AlHamdan OZ, Weltz MA, et al. Incorporating hydrologic data and ecohydrologic relationships into ecological site descriptions. *Range land Ecology and Management*. 2016;69: 419.
17. Postel S, Daily GC, Ehrlich PR. Human appropriation of renewable fresh water. *Science*. 1996;271: 785-788.
18. Postel S, Richter B. *Rivers for life, managing water for people and nature*. Island Press, Washington, DC. 2003.
19. Kiersch B.. Impactos del uso de la tierra sobre los recursos hídricos: una revisión bibliográfica. In: *Inrelaciones tierra-agua en cuencas hidrográficas rurales*. Boletín de Tierras y Agua de la FAO. 2002.
20. Jaramillo VJ, García-Oliva F, Martínez-Yrizar A. La selva seca y las perturbaciones antrópicas en un contexto funcional. In: Ceballos, G. *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del pacífico de México*. 2010. pp. 235–50.
21. Eufrazio-Torres AE, Wehncke EV, López-Medellín X, Maldonado-Almanza B. Fifty years of environmental changes of the Amacuzac riparian ecosystem: a social perceptions and historical ecology approach. *Ethnobiology and Conservation*. 2016;5. doi:10.15451/ec2016115.8135.

22. Stromberg JC, Tiller R, Richter B. Effects of groundwater decline on riparian vegetation of semiarid regions: the san pedro river, AZ. *Ecological Applications*. 1996;6: 113–131.
23. Cleverly JA, Smith SD, Sala A, Devitt DA. Invasive capacity of *Tamarix ramosissima* in a Mojave desert floodplain: the role of drought. *Oecologia*. 1997;111: 12-18.
24. Celentano D, Rousseau GX, Engel VL, Façanha CL, De Oliveira EM, De Moura EG. Perceptions of environmental change and use of traditional knowledge to plan riparian forest restoration wither located communities in Alcantara, Eastern Amazon. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*. 2014;10(11): 4-15.
25. Vörösmarty ChJ, McIntyre PB, Gessner MO, Dudgeon D, Prusevich A, Green P, Davies PM. Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature*. 2010;467(7315): 555.
26. Hubbell SP. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*. 1979;203(4387): 1299-1309.
27. Gentry AH. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny?. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1982;69(3): 557-593.
28. Gentry AH. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1988;75(1): 1-34.
29. Janzen DH. Ecological characterization of a Costa Rican dry forest caterpillar fauna. *Biotropica*. 1988;20(2):120-135.
30. Trejo I, Dirzo R. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*. 2000;94: 133–142.
31. Esper-Reyes, K.A. La función del Río Amacuzac como agente dispersor de semillas en el ecosistema ripario de la selva baja caducifolia en Morelos. Master of Integrative Biology of Biodiversity and Conservation, Thesis, Autonomous University of the State of Morelos, Cuernavaca, Mexico. 2017.
32. Quesada CA, Lloyd J, Schwarz M, Baker TR, Phillips OL, Patiño S, et al. Regional and large-scale patterns in Amazon forest structure and function are mediated by variations in soil physical and chemical properties. *Biogeosciences Discussion*. 2009;6: 3993-4057.
33. Rzedowski J. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana*. 1991;15:47-64.
34. Greet J, Angus WJ, Cousens RD. The importance of seasonal flow timing for

- riparian vegetation dynamics: a systematic review using causal criteria analysis. *Freshwater Biology*. 2011a; 56(7): 1231–47.
35. Steward AL, Schiller DV, Tockner K, Marshall JC, Bunn SE. When the river runs dry: human and ecological values of dry riverbeds. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2012;10(4): 202–9.
 36. Stromberg JC, Hazelton AF, White MS, White JM, Fischer RA. Ephemeral wetlands along a spatially intermittent river: temporal patterns of vegetation development. *Wetlands*. 2009; 29(1): 330–42.
 37. McDonough OT, Hosen JD, Palmer MA. Temporary streams: the hydrology, geography and ecology of non-perennially flowing waters. In: Elliot, H.S. & Martin, L.E. *River Ecosystems: Dynamics, Management and Conservation*. Nova Science Publishers, Inc. 2011. pp. 259-290.
 38. Warren PL, Anderson LS. Gradient analysis of a Sonoran desert wash. In: riparian ecosystems and their management: reconciling conflicting uses. First north american riparian conference, april 16-18, 1985. U.S.D.A. Forest service general technical report rm-120. 1985. pp. 50-155.
 39. Greet J, Cousens RD, Angus WJ. Flow regulation affects temporal patterns of riverine plant seed dispersal: potential implications for plant recruitment. *Freshwater Biology*. 2012;57(12): 2568–79.
 40. Fossati J, Pautou G, Jean-Paul P. Water as resource and disturbance for wadi vegetation in a hyperarid area (wadi sannur, eastern desert, egypt). *Journal of Arid Environments*. 1999;43: 63–77.
 41. Mills MGM, Retief PF. The response of ungulates to rainfall along the riverbeds of the southern Kalahari 1972–1982. *Koedoe*. 1984;27: 129–141.
 42. Geffen E, Hefner R, Macdonald DW, Ucko M. Habitat selection and home range in the blanford's fox, *vulpes cana*: compatibility with the resource dispersion hypothesis. *Oecologia*. 1992;91: 75–81.
 43. Fritz KM, Feminella JW, Colson C, Lockaby BG, Governo R, Rummer RB. Biomass and decay rates of roots and detritus in sediment of intermittent coastal plain streams. *Hydrobiological*. 2006;556: 265–77.
 44. Fraaije RG, Braak CJ, Verduyn B, Breeman L, Verhoeven JT, Soons MB. Dispersal versus environmental filtering in a dynamic system: drivers of vegetation patterns and diversity along stream riparian gradients. *Journal of Ecology*. 2015;103(6): 1634-1646.
 45. Williams GCh. *Adaptation and natural selection: A critique of some current evolutionary thought*. Princeton university press. 2008.

46. Kalisz S, Mcpeek M. Extinction dynamics, population growth and seed banks. *Oecologia*. 1993;95(3): 314–20.
47. Holmes PM, Esler KJ, Richardson DM, Witkowski ETF. Guidelines for improved management of riparian zones invaded by alien plants in South Africa. *South African Journal of Botany*. 2008;74(3): 538–52.
48. Merritt DM, Scott ML, Poff NL, Auble GT, Lytle DA. Theory, methods and tools for determining environmental flows for riparian vegetation: riparian vegetation-flow response guilds. *Freshwater Biology*. 2010;55(1): 206–25.
49. Greet J, Angus WJ, Downes BJ. Flow variability maintains the structure and composition of in-channel riparian vegetation. *Freshwater Biology*. 2011b;56(12): 2514–28.
50. Greet J, Cousens RD, Angus WJ. Flow regulation is associated with riverine soil seed bank composition within an agricultural landscape: potential implications for restoration. *Journal of Vegetation Science*. 2013;24(1): 157–67.
51. Richardson DM, Holmes PM, Esler KJ, Galatowitsch SM, Stromberg JC, Kirkman SP, et al. Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. *Diversity and Distributions*. 2007;13: 126-39.
52. Xu H, Ye M, Li J. The ecological characteristics of the riparian vegetation affected by river overflowing disturbance in the lower Tarim River. *Environmental Geology*. 2009;58(8): 1749-1755. <https://doi.org/10.1007/s00254-008-1674-5>.
53. Matayaya G, Wuta M, Nyamadzawo G. Effects of different disturbance regimes on grass and herbaceous plant diversity and biomass in Zimbabwean dambo systems. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management*. 2017;13(1): 181-190.
54. García-Fayos P, Recatala RM, Cedrda A. Seed population dynamics on badland slopes in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science*. 1995;6: 691–96.
55. Rincon PA, Hughes NF, Grossman GD. Landscape approaches to stream fish ecology, mechanistic aspects of habitat selection and behavioural ecology. Introduction and commentary. *Ecology of Freshwater fish*. 2000;9: 1–3.
56. Clifton E. Murrumbidgee wetland seed bank research project. *Land & Water Australia*. 2004. pp. 21.
57. Carta A, Bedini G, Müller JV, Probert RJ. Comparative seed dormancy and germination of eight annual species of ephemeral wetland vegetation in a mediterranean climate. *Plant Ecology*. 2013;214(2): 339-349.
58. Andersson E, Nilsson Ch, Johansson ME. Plant dispersal in boreal rivers and its relation to the diversity of riparian flora. 2000. *Journal of Biogeography*. 27; 1095-

1106.

59. Esper-Reyes KA, Mariano NA, Alcalá RE, Bonilla-Barbosa JR, Flores-Franco G, Wehncke EV. Seed dispersal by rivers in tropical dry forests: An overlooked process in tropical central Mexico. *Journal of Vegetation Science*. 2017;29(1): 62-73. doi: 10.1111/jvs.12595.
60. Stromberg JC, Merritt DM. Riparian plant guilds of ephemeral, intermittent and perennial rivers. *Freshwater Biology*. 2016;61: 1259-1275.
61. Hölzel N, Otte A. The impact of flooding regime on the soil seed bank of flood meadows. *Journal of Vegetation Science*. 2001;12: 209–218.
62. Dalton RL, Carpenter DJ, Boutin, C, Allison JE. Factors affecting soil seed banks of riparian communities in an agricultural ecosystem: potential for conservation of native plant diversity. *Applied Vegetation Science*. 2017;20(3): 446-458.
63. Renöfält BM, Nilsson Ch, Jansson R. Spatial and temporal patterns of species richness in a riparian landscape. *Journal of Biogeography*. 2005;32: 2025-2037.
64. Geissler K, Gzik A. The impact of flooding and drought on seeds of *Cnidium dubium*, *Gratiola officinalis*, and *Juncos atratus*, three endangered perennial river corridor plants of central European lowlands. *Aquaticbotany*. 2008;89(3): 283-291.
65. Piedade MTF, Ferreira CDS, Franco AC. Estrategias reproductivas de la vegetación y sus respuestas al pulso de la inundación en las zonas inundables de la Amazonía central. *Ecosystems Journal*. 2010;19(1): 52-66.
66. Ceccon E, Hernández P. Seed rain dynamics following disturbance exclusion in a secondary tropical dry forest in Morelos, Mexico. *Revista de Biología Tropical*. 2009;57: 257–269.
67. SMN 2009, National Meteorological Service, <http://www.smn.cna.gob.mx/productos>, accessed: 30 May 2015.
68. Bolongaro A. Impacto del cambio climático en la disponibilidad de agua. In: Bolongaro- Crevenna A, Sierra-Oteiza R, Torres-Rodríguez V, Márquez-García AZ, Ramírez-Velázquez JD, Uribe-Nava S, et al. Análisis de la vulnerabilidad y capacidad de adaptación al cambio climático en los sectores más relevantes del estado de Morelos. University autonomy of estate of Morelos. Mexico. 2006. pp. 95-113
69. CONANP-SEMARNAT. Programa de conservación y manejo reserva de la biosfera Sierra de Huautla. CONANP. Mexico. 2005.
70. Savadogo P, Sanou L, Dayamba SD, Bognounou F, Thiombiano A. *Journal of Plant Ecology*. 2017;10(2): 349-363. doi:10.1093/jpe/rtw025.

71. Rico-Gray V, García-Franco JG. *Journal of Vegetation Science*. 1992;3: 617-624.
72. Curtis JT, McIntosh RP. An upland forest continuum in the pariré-forest border region of Wisconsin. *Ecology*. 1951;32: 476-496.
73. Cintrón G, Schaeffer-Novelli Y. *Introducción a la ecología del manglar UNESCO*. Montevideo, Uruguay 1983. pp.109.
74. Corella JF, Valdez HJI, Cetina AVM, González CFV, Trinidad SA, Aguirre RJR. Estructura forestal de un bosque de mangles en el noreste del estado de Tabasco, México. *Ciencia Forestal en México*. 2001;26(90):73-102
75. Zarco-Espinosa WM, Valdez-Hernández JL, Ángeles-Pérez G, Castillo- Acosta O. Estructura y diversidad de la vegetación arbórea del Parque Estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco. *Universidad y Ciencia*. 2010;26:1-17.
76. Oksanen JF, Blanchet G, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlenn D, et al. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-3; 2017. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
77. R Development Core Team 2016, version 2.4-1, R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
78. Dufrene M, Legendre P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecology Monographs*. 1997;67: 345–366.
79. Carignan V, Villard MA. Selecting indicator species to monitor ecological integrity: a review. *Environmental monitoring and assessment*. 2002;78(1): 45-61.
80. Cáceres DM, Legendre P. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology*. 2009;90(12): 3566-3574.
81. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2017. URL <https://www.R-project.org/>.
82. Cáceres DM, Soto G, Ferrer G, Silvetti F, Bisio C. La expansión de la agricultura industrial en Argentina central: su impacto en las estrategias campesinas. *Cuadernos de Desarrollo Rural*. 2010;64: 91–119.
83. Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*. 2015;67(1): 1-48.
84. Kuznetsova A, Brockhoff PB, Christensen RHB. Package ‘lmerTest’. R package version. 2015;2(0).
85. Richter R, Stromberg JC. Soil seed banks of two montane riparian areas:

- implications for restoration. *Biodiversity and Conservation*. 2005;14(4): 993–1016.
86. Gurnell A, Petts G. Trees as riparian engineers: the Tagliamen to river, Italy. *Earth Surface Processes and Landforms*. 2006;31(12): 1558-1574.
 87. Thomaz SM, Bini LM, Bozelli RL. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*. 2007;579: 1–13. doi: 10.1007/s10750-006-0285-y.
 88. Poff NL, Olden JD, Merritt DM, Pepin DM. Homogenization of regional river dynamics by dams and global biodiversity implications. *Proceedings of the National Academy of Science*. 2007;104(14): 5732-5737.
 89. Gomes LC, Bulla CK, Agostinho AA, Vasconcelos LP, Miranda LE. Fish assemblage dynamics in a Neotropical floodplain relative to aquatic macrophytes and the homogenizing effect of a flood pulse. *Hydrobiologia*. 2012;685: 97-107.
 90. Leyer I. Dispersal, diversity and distribution patterns in pioneer vegetation: the role of river-floodplain connectivity. *Journal of Vegetation Science*. 2006;17: 407–416.
 91. González, E, Ser AA, Anderson RM, Bay RF, Bean DW, Bissonnete GJ, Bourgeois B, Cooper DJ, Dohrenwend K, Eichhort KD, El Waer H, Kennard DK, Harms-Weissinger R, Henry AL, Makarick LJ, Ostoja SM, Reynolds LV, Robinson WW, Shafroth PB. Vegetation response to invasive Tamarix control in southwestern US rivers: a collaborative study including 416 sites. *Ecological Applications*. 2017;27(6): 1789-1804.
 92. Lite SJ, Bagstad KJ, Stromberg JC. Riparian plant species richness along lateral and longitudinal gradients of water stress and flood disturbance, San Pedro River, Arizona, USA. *Journal of Arid Environments*. 2005; 63: 785-813.
 93. Becker P, Rabenold PE, Jacquelyn RI, Smith AP. Water potential gradients for gaps and slopes in a Panamanian tropical moist forest's dry season. *Journal of Tropical Ecology*. 1988;4 (2): 173-184.
 94. Zhao C, Gao JE, Huang Y, Wang G, Zhang M. Effects of vegetation stems on hydraulics of overland flow under varying water discharges. *Land degradation & development*. 2016;27(3): 748-757.
 95. Botschek J, Ferrazb J, Jahnelc M, Skowroneka A. Soil chemical properties of a toposequence under primary rain forest in the Itacoatiara vicinity (Amazonas, Brazil). *Geoderma*. 1996;72(1-2): 119-132.
 96. González OJ, Zak DR. Tropical dry forests of St. Lucia, West Indies: vegetation and soil properties. *Biotropica*. 1996;28(4): 618-626.
 97. Huang YM, Liu D, An SS. Effects of slope aspect on soil nitrogen and microbial properties in the Chinese Loess region. *Catena*. 2015;125: 135-145.

98. Chauvel A, Lucas Y, Boulet R. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia*. 1987;43(3): 234-241.
99. Pascual MS, Negrín EF, Vega GQ, Del Arco Aguilar MJ. Efecto de la inclinación y pedregosidad sobre el reparto del agua de lluvia, su cuantificación y aplicación al estudio de la vegetación en zonas áridas. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía*. 2017;92: 51-63.
100. Dawson TE, Ehleringer JR. Plants, isotopes and water use: a catchment-scale perspective. *Isotope Tracers in Catchment Hydrology*. 1998;165-202.
101. Landsberg J, Waring R. Water relations in tree physiology: where to from here? *Tree Physiology*. 2016;37: 18-32. doi:10.1093/treephys/tpw102.
102. Nepstad DC, de Carvalho CR, Davidson EA et al. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature*. 1994;372: 666–669.
103. Hacke UG, Sperry JS, Ewers BE, Ellsworth DS, Schäfer KV, Oren R. Influence of soil porosity on water use in *Pinus taeda*. *Oecologia*. 2000;124: 495–505.
104. Wilson DJ, Western AW, Grayson RB. A terrain and data-based method for generating the spatial distribution of soil moisture. *Advances in Water Resources*. 2005;28(1): 43-54.
105. Western AW, Grayson RB, Blöschl G, Willgoose GR, McMahon TA. Observed spatial organization of soil moisture and its relation to terrain indices. *Water resources research*. 1999;35(3): 797-810.
106. Bell KR, Blanchard BJ, Schmutge TJ, Witczak MW. Analysis of surface moisture variations within large-field sites. *Water Resources Research*. 1980;16(4): 796-810.
107. Chen L, Huang Z, Gong J, Fu B, Huang Y. The effect of land cover/vegetation on soil water dynamic in the hilly area of the loess plateau, China. *Catena*. 2007;70(2): 200-208.
108. Woodward FI. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO₂ from pre-industrial levels. *Nature*. 1987;327(6123): 617-618.
109. Chimner RA, Cooper DJ. Using stable oxygen isotopes to quantify the water source used for transpiration by native shrubs in the San Luis valley, Colorado USA. *Plant and Soil*. 2004;260(1): 225-236.
110. Morales-Casique E, Guinzberg-Belmont J, Ortega-Guerrero A. Regional groundwater flow and geochemical evolution in the Amacuzac River Basin, Mexico. *Hydrogeology Journal*. 2016;24 (7): 1873–1890. <https://doi.org/10.1007/s10040-016-1423-x>.

111. Khurana EKTA, Singh, JS. Ecology of seed and seed ling growth for conservation and restoration of tropical dryforest: a review. *Environmental Conservation*. 2001;28(1): 39-52.
112. Lemenih M, Teketay D. Changes in soil seed bank composition and density following deforestation and subsequent cultivation of a tropical dry Afromontane forest in Ethiopia. *Tropical Ecology*. 2006;47(1): 1-12.
113. Tolentino-Martínez JM. La producción de arroz del estado de Morelos: una aproximación desde el enfoque SIAL. *Estudios sociales*. 2014;22(44): 39-61.
114. Deferrari CM, Naiman RJA. A multi-scale assessment of the occurrence of exotic plants on the Olympic Peninsula, Washington. *Journal of Vegetation Science*. 1994; 5(2): 247-258.
115. Nilsson C, Brown RL, Jansson R, Merritt DM. The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation. *Biological Reviews*. 2010;85(4): 837-858.
116. Mortenson SG. Plant Community Invasibility in Riparian Landscapes: Role of Disturbance, Geomorphology, and Life History Traits. Ph.D. Dissertation Thesis. University of Nevada, Reno, CA. 2009.
117. Planty-Tabacchi AM, Tabacchi E, Naiman RJ, Deferrari C, Décamps H. Invasibility of Species-Rich Communities in Riparian Zones. *Conservation Biology*. 1996;10: 598–607. doi:10.1046/j.1523-1739.1996.10020598.x.
118. Shafroth PB, Cleverly JR, Dudley TL, Taylor JP, Riper CV, Weeks EP, Stuart JN. Control of Tamarix in the western United States: implications for water salvage, wildlife use, and riparian restoration. *Environmental management*. 2005; 35(3): 231-246.
119. Brooks SS, Lake PS. River restoration in Victoria, Australia: change is in the wind, and none too soon. *Restoration Ecology*. 2007;15(3): 584-591.
120. González E, Sher AA, Anderson RM, Bay RF, Bean DW, Bissonnete GJ, Cooper DJ, Dohrenwend K, Eichhorst KD, El Waer H, Kennard DK, Harms-Weissinger R, Henry AL, Makarick LJ, Ostoja SM, Reynolds LV, Wright Robinson W, Shafroth PB, Tabacchi E. Secondary invasions of noxious weeds associated with control of invasive Tamarix are frequent, idiosyncratic and persistent. *Biological Conservation*. 2017;213: 106-114.
121. Maldonado B, Caballero J, Delgado-Salinas A, Lira R. Relationship between use value and ecological importance of floristic resources of seasonally dry tropical forest in the Balsas river basin, México. *Economic botany*. 2013;67(1): 17-29.
122. De La O-Toris J, Maldonado B, Martínez-Garza C. Efecto de la perturbación en la comunidad de herbáceas nativas y ruderales de una selva estacional Mexicana.

Botanical Sciences. 2012;90(4): 469-480.

123. Fraaije RGA, ter Braak CJF, Verduyn B, Verhoeven JTA, Soons MB. Dispersal versus environmental filtering in a dynamic system: drivers of vegetation patterns and diversity along stream riparian gradients. *Journal of Ecology*. 2015;103: 1634-1646. doi: 10.1111/1365-2745.12460.
124. Stromberg JC, Bagstad KJ, Leenhouts JM, Lite SJ, Makings E. Effects of stream flow intermittency on riparian vegetation of a semiarid region river (San Pedro River, Arizona). *River Research and Applications*. 2005;21(8): 925-938.
125. Bullock SH, Solis-Magallanes JA. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*. 1990;22(1): 22-35.
126. De Leon-Ibarra MA, Valenzuela GD. Fenología de especies de plantas con frutos carnosos y disponibilidad espacial y temporal de este recurso en la reserva de la biosfera sierra de Huautla: implicaciones para los vertebrados. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, México. 2005. pp. 58.
127. Frankie GW, Baker H.G, Opler PA. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *The Journal of Ecology*. 1974;62(3): 881-919.
128. Bazzaz FA. Habitat selection in plants. *The American Naturalist*. 1991;137: S116-S130.
129. Whitmore TC, Burslem DFRP. Major disturbances in tropical rainforests. In Burslem, D.F.R.P. Geography Department, University of Cambridge, Cambridge CB2 3EN, United Kingdom. 1998.
130. Leishman, M. R. & Westoby, M. The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions--experimental evidence from semi-arid species. *Journal of Ecology*. 1994;82(2): 249-258.
131. Young PJ, Keeland BD, Sharitz RR. Growth response of baldcypress [*Taxodium distichum* (L.) Rich.] to an altered hydrologic regime. *American Midland Naturalist*. 1995;133(2): 206-212.
132. Stahle DW, Cleaveland MK, Hehr JG. North Carolina climate changes reconstructed from tree rings: A.D. 372 to 1985. *Science*. 1988;240(4858): 1517-1519.
133. Keeland BD, Sharitz RR. The effects of water-level fluctuations on weekly tree growth in a southeastern USA swamp. *American Journal of Botany*. 1997;84(1): 131-139.
134. Keeland BD, Conner WH. Natural regeneration and growth of *Taxodium distichum*

- (L.) Rich. in Lake Chicot, Louisiana after 44 years of flooding. *Wetlands*. 1999;19(1): 149-155.
135. Faye SR, Shaffer GP. The effects of submergence and light on two age classes of baldcypress (*Taxodium distichum* (L.) Richard) seedlings. *Wetlands*. 2000;20(4): 697-706.
 136. Hupp CR. Riparian vegetation recovery patterns following stream channelization: a geomorphic perspective. *Ecology*. 1992;73(4): 1209-1226.
 137. Riis T, Baattrup-Pedersen A, Poulsen JB, Kronvang B. Seed germination from deposited sediments during high winter flow in riparian areas. *Ecological engineering*. 2014;66: 103-110.
 138. Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, He JS, Nakashizuka T, Raffaelli D, et al. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology letters*. 2006;9(10): 1146-1156.
 139. León-De la Luz J, Luis J, Domínguez-Cadena R, Medel-Narváez A. Florística de la selva baja caducifolia de la península de Baja California, Mexico. *Botanical Sciences*. 2012;90(2): 143-162.
 140. Ruiz de Velasco F. Historia y evoluciones del cultivo de la caña y de la industria azucarera en México, hasta el año de 1910. *Cultura México*, D.F. 1937.
 141. Vargas S, Soares D, Guzman NB. La gestión del agua en la Cuenca del río Amacuzac: diagnósticos, reflexiones y desafíos. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Morelos, México. 2006.
 142. Madsen SB. Germination of buried and dry stored seeds. III. 1934-1960. *Proceedings of the International Seed Testing Association*. 1962;27(4): 920-8.
 143. Gorski T, Gorska K, Rybicki J. Studies on the germination of seeds under leaf canopy. *Flora*. 1978;167(3-4): 289-299.
 144. Khanh TT. Environmental adaptation of forages in Vietnam. 1998.
 145. Aguilera-Gómez LI, Rivas-Manzano, IV, Martínez-De La Cruz, I, Aguilar-Ortigoza, CJ. El bosque tropical subcaducifolio en dos cañadas de Tlatlaya, Estado de México. *Polibotánica*. 2016;41:1-29.
 146. Dandan Z, Zhiwei Z. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the hot-dry valley of the Jinsha River, southwest China. *Applied Soil Ecology*. 2007;37:1-2, 118-128.
 147. Stevens WD, Ulloa U, Pool A, Montiel OM. *Flora de Nicaragua*. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis, Missouri. 2001; 85:1-3.

148. Eckel PM. Tiny species: *Myosotis stricta* Link, a rare component of some vernal microfloras in New York and Ontario along the Niagara River. *Clintonia*. 2001;16(1):4.
149. Villarreal Q, José Á, Carranza P, Miguel Á, Estrada C. Rodríguez G. Flora riparia de los ríos Sabinas y San Rodrigo, Coahuila, México. *Acta botánica mexicana*. 2006; 75 pp 1-20.
150. Naiman RJ, Décamps H, Pollock M. The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. *Ecological Applications*. 1993;3: 209-212.
151. Banner & MacKenzie. Riparian Areas: Providing Landscape Habitat Diversity, Part 5 of 7. British Columbia Ministry of Forests Research Program. 1998.
152. Carter V, Gammon PT, Garrett MK. Ecotone dynamics and boundary determination in the Great Dismal Swamp. *Ecological Applications*. 1994;4(1): 189-203.
153. Suzán H, Patten DT, Nabhan GP. Exploitation and conservation of ironwood (*Olneya tesota*) in the Sonoran Desert. *Ecological Applications*. 1997;7(3): 948-957.
154. Gordon E. Dinámica de la vegetación y del banco de semillas en un humedal herbáceo lacustrino (Venezuela). *Revista de Biología Tropical*. 2000;48(1): 25-42.
155. Lemenih M, Teketay D. Changes in soil seed bank composition and density following deforestation and subsequent cultivation of a tropical dry Afromontane forest in Ethiopia. *Tropical Ecology*. 2006;47(1): 1-12.
156. Schilling KE, Jacobson PJ, Wolter CF. Using riparian Zone scaling to optimize buffer placement and effectiveness. *Landscape Ecology*. 2018;33: 141-156. <https://doi.org/10.1007/s10980-017-0589-5>.
157. Hernández AJ, Pastor J. La restauración en sistemas con suelos degradados: estudio de casos en agroecosistemas mediterráneos y taludes de carretera. En: contaminación de suelos. Tecnologías para su recuperación. (eds. R. Millán y c. Lobo) Ed. Ciemat, Madrid. 2008. pp. 545-564.
158. Holanda FS, Rocha IPD, Oliveira VS. River bank stabilization with soil bioengineering techniques at the lower São Francisco River. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*. 2008;12(6): 570-575.

Conclusiones generales

La falta de investigación sobre la dinámica de los ríos tributarios en selvas secas requiere especial atención. En particular esta información es necesaria para río Amacuzac, siendo éste el que recibe la descarga de agua de la cuenca del mismo nombre en el estado de Morelos. La escasa contundencia de las investigaciones hechas hasta el momento dificulta la implementación de los planes de manejo regional o local.

Por ello los sitios que se seleccionaron están ubicados al sur del estado de Morelos y aun cuando son cercanos entre sí, presentan un mosaico de parches de vegetación conservada de diferentes tamaños y espesor con una gran heterogeneidad espacial y biológica, lo que puede deberse entre otras cosas a la diversidad en el manejo histórico de las zonas agrícolas. Esta diversidad de características físico-ambientales de cada sitio genera una dinámica ecológica diferente.

Por ejemplo la dominancia de la agricultura en el sitio del río Apatlaco es probable que se deba a sus condiciones físicas, por ser una zona plana ubicada en la orilla de uno de los ríos más caudalosos del estado. Al contrario los sitios de río Agua Salada y Zoofari presentan una mayor pendiente y son dominados por vegetación secundaria y conservada.

Sin embargo esta diversidad sumada a los varios mecanismos de dispersión y de manejo en las zonas de cultivo, ha generado sitios con bancos de semillas de árboles y arbustos homogéneos en los cuales la abundancia de semillas no difiere entre zonas con vegetación natural y zonas de cultivo. Esta homogeneidad no corresponde a la encontrada en selva alta, por Martínez-Garza, Flores-Palacios, Marines, y Howe (2009) para la cual se ha documentado una menor cantidad de plantas con dispersión endozoócora en sitios abiertos como pastizales y zonas de cultivo.

Por otro lado, se confirmaron los resultados de Stromberg y colaboradores (2009) que la composición de la vegetación en pie tiene pocas coincidencias con el banco de semillas, como ya ha sido documentado con anterioridad. En este trabajo solo coincidieron las especies *Acacia farnesiana*, *Guazuma ulmifolia* e *Ipomea murucoides*. Para esta última la distancia entre el único individuo en vegetación en pie y los bancos de semillas donde se encontró descartan una relación directa, mientras para las otras dos especies tienen una alta

frecuencia en ambas condiciones. *A. farnesiana* es biológicamente adaptada para una dispersión barócora. Sin embargo es importante tomar en cuenta que el tamaño de sus semillas (6-8 mm) favorece su transporte por el río y su depósito en ríos perennes e intermitentes. Para su establecimiento prefiere zonas menos húmedas como las orillas de los ríos intermitentes y las partes más alejadas de las orillas de los ríos perennes.

G. ulmifolia ha sido reportada como consumida por mamíferos pequeños por Alves-Costa y Eterovick (2007), pero morfológicamente es adaptada para una dispersión barócora. Sus frutos son cápsula de 3 a 4cm que llevan por dentro numerosas semillas (entre 40 a 80) de menos de 1 mm fácilmente transportados por el río. Este trabajo demuestra que la especie prefiere sitios con mayor humedad como los ríos perennes y las orillas de los ríos intermitentes.

Aun cuando las plantas leñosas son de vital importancia para la dinámica de los ecosistemas en este estudio demostramos que los bancos de semillas de germinación rápida están dominados por herbáceas y por ellos es de vital importancia enfatizar la importancia ecológica que las hierbas tienen para los ecosistemas, como la protección de suelos desnudos, evitando la erosión del suelo por los flujos de agua y el viento.

Entre las características físico-ambientales la pendiente jugó un gran papel en la composición del banco de semillas y la vegetación en pie. Por lo que es importante tomar en cuenta está variable para las decisiones de manejo y conservación. La altura (pendiente+distancia) favorece o dificulta la deposición, germinación y establecimiento de las semillas de la vegetación en cada sitio, es decir la distancia a la que se localiza una semilla, una plántula o una planta está determinada por la dinámica entre la pendiente y el nivel del río de un sitio. Lo que quiere decir que la permanencia del flujo es importante, siempre y cuando la pendiente permita la acción del flujo. Chávez (2012) confirma que los ríos provocan erosión y arrastre de nutrientes y semillas en las zonas riparias siempre y cuando la pendiente de la zona riparia no contrarreste este efecto.

De igual manera esta combinación de características tiene importancia en la cobertura de la vegetación en pie, es decir que los ríos en los que encontramos agua superficial durante mayor tiempo (ríos perennes) y en mayor cantidad, tienen árboles más frondosos y de mayor tamaño. Sin embargo el agua superficial no juega un papel determinante en la abundancia y diversidad de la vegetación en pie. En otros ecosistemas similares Stromberg

(2009) sugiere que puede haber una diferencia en abundancia y diversidad de la vegetación en pie y el banco de semillas entre ríos con flujos perennes e intermitentes.

No podemos concluir que la vegetación riparia de un río perenne es o no más diversa o abundante que la de un río intermitente. Sin embargo es importante recordar lo indicado en Stromberg (2009) que sugieren que los trabajos sobre banco de semillas deben ser realizados durante tiempos largos, dado que es posible que las diferencias entre los diferentes tipos de ríos sean observables después de 3 años, que también puede verse afectado por el tipo de año que se presente con baja, media o alta inundación.

Por otro lado, sería interesante evaluar de manera más detallada cual es el efecto de la distancia al río en el banco de semillas. Si consideramos la altura entendida como distancia unida a la pendiente como se muestra en el capítulo 3 no se observa un efecto significativo. Sin embargo las variables consideradas separadamente pueden arrojar resultados diferentes. Stromberg (2008) documento que existen especies hidrófilas que se adaptan de mejor manera a sitios inundados a diferencia de las xerófilas que crecen en los corredores riparios en las partes más alejadas de los ríos. Es probable que también el tamaño de las semillas puede estar influyendo sobre la germinación en los sitios cercanos o lejanos a las orillas de los ríos. Así, como puede existir una influencia del origen de las especies ya que se ha reportado que las especies exóticas, abundantes en el estrato herbáceo de los sitios de estudio (tabla 3, capítulo 3), se adaptan de mejor manera a ambientes cambiantes y estresantes.

El presente estudio demuestra la complejidad de la dinámica de la vegetación y el banco de semillas en ambientes riparios de zonas semiáridas, y por lo tanto es de vital importancia realizar estudios previos para implementar estrategias de manejo es dichos ecosistemas, que evalúen una gran cantidad de variables físico-ambientales, permitirá tomar decisiones acertadas para conservar y restaurar la vegetación riparia.

Por otro lado es importante recordar que la dinámica de los ríos está estrechamente vinculada con la dinámica de sus cuencas hidrográficas, que considera los efectos de las partes altas sobre las partes bajas. Aplicar el enfoque de cuenca en futuros estudios aportará mayores elementos para el conocimiento del comportamiento de la vegetación en pie y el banco de semillas de los corredores riparios.

Por ultimo este estudio recomienda mantener el flujo mínimo de los ríos tributarios, que generan un intercambio de semillas entre las zonas con vegetación y las zonas sin vegetación, tomar en cuenta las características topográficas y los factores abióticos para el estudio de los ecosistemas riparios, poner total atención en la composición conjunto herbáceo en los bancos de semillas del suelo porque es un indicador importante para determinar el estado de conservación de la vegetación riparia a lo largo de los tributarios de los bosques secos.



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS

DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

Cuernavaca, Morelos a 02/12/19

COMITÉ DE REVISION DE TESIS

Dr. Valentino Sorani Dalbon (Tutor)
Dra. Elisabet Verónica Wehncke Rodríguez (Co Tutor)
Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez
Dra. María Antonieta Gómez Balandra
Dra. Úrsula Oswald Spring
Dr. Néstor Alberto Mariano Bonigo
Dra. María Luisa Alquicira Arteaga

Tesis: "FUNCIÓN DE RÍOS TRIBUTARIOS EN LA DINAMICA DE LA VEGETACIÓN, EN SELVA BAJA DE MORELOS"

Alumno que la presenta a revisión: **MARIA ALEJANDRA DE LEON IBARRA**

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es **APROBADO**

ATENTAMENTE


DR. VALENTINO SORANI DALBON



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS

DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

Cuernavaca, Morelos a 04 DICIEMBRE 2019

COMITÉ DE REVISION DE TESIS

Dr. Valentino Sorani Dalbon (Tutor)
Dra. Elisabet Verónica Wehncke Rodríguez (Co Tutor)
Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez
Dra. María Antonieta Gómez Balandra
Dra. Úrsula Oswald Spring
Dr. Néstor Alberto Mariano Bonigo
Dra. María Luisa Alquicira Arteaga

Tesis: "FUNCIÓN DE RÍOS TRIBUTARIOS EN LA DINAMICA DE LA VEGETACIÓN, EN SELVA BAJA DE MORELOS"

Alumno que la presenta a revisión: MARIA ALEJANDRA DE LEON IBARRA

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es **APROBADO**

ATENTAMENTE

DRA. ELISABET VERONICA WEHNCKE RODRIGUEZ



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS

DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

Cuernavaca, Morelos a 03-12-2019

COMITÉ DE REVISION DE TESIS

Dr. Valentino Sorani Dalbon (Tutor)
Dra. Elisabet Verónica Wehncke Rodríguez (Co Tutor)
Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez
Dra. María Antonieta Gómez Balandra
Dra. Úrsula Oswald Spring
Dr. Néstor Alberto Mariano Bonigo
Dra. María Luisa Alquicira Arteaga

Tesis: "FUNCIÓN DE RÍOS TRIBUTARIOS EN LA DINAMICA DE LA VEGETACIÓN, EN SELVA BAJA DE MORELOS"

Alumno que la presenta a revisión: **MARIA ALEJANDRA DE LEON IBARRA**

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es **APROBADO**

ATENTAMENTE

DR. J. ROLANDO RAMIREZ RODRIGUEZ



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS
DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

Cuernavaca, Morelos a 03 de diciembre, 2019

COMITÉ DE REVISION DE TESIS

Dr. Valentino Sorani Dalbon (Tutor)
Dra. Elisabet Verónica Wehncke Rodríguez (Co Tutor)
Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez
Dra. María Antonieta Gómez Balandra
Dra. Úrsula Oswald Spring
Dr. Néstor Alberto Mariano Bonigo
Dra. María Luisa Alquicira Arteaga

Tesis: "FUNCIÓN DE RÍOS TRIBUTARIOS EN LA DINAMICA DE LA VEGETACIÓN, EN SELVA BAJA DE MORELOS"

Alumno que la presenta a revisión: **MARIA ALEJANDRA DE LEON IBARRA**

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es **APROBADO**

ATENTAMENTE

DRA. MARIA ANTONIETA GOMEZ BALANDRA



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS

DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

Cuernavaca, Morelos a 02 - 12 - 2019

COMITÉ DE REVISION DE TESIS

Dr. Valentino Sorani Dalbon (Tutor)
Dra. Elisabet Verónica Wehncke Rodríguez (Co Tutor)
Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez
Dra. María Antonieta Gómez Balandra
Dra. Úrsula Oswald Spring
Dr. Néstor Alberto Mariano Bonigo
Dra. María Luisa Alquicira Arteaga

Tesis: "FUNCIÓN DE RÍOS TRIBUTARIOS EN LA DINAMICA DE LA VEGETACIÓN, EN SELVA BAJA DE MORELOS"

Alumno que la presenta a revisión: **MARIA ALEJANDRA DE LEON IBARRA**

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es **APROBADO**

ATENTAMENTE

DRA. URSULA OSWALD SPRING



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS

DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

Cuernavaca, Morelos a 2 de Diciembre de 2019

COMITÉ DE REVISION DE TESIS

Dr. Valentino Sorani Dalbon (Tutor)
Dra. Elisabet Verónica Wehncke Rodríguez (Co Tutor)
Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez
Dra. María Antonieta Gómez Balandra
Dra. Úrsula Oswald Spring
Dr. Néstor Alberto Mariano Bonigo
Dra. María Luisa Alquicira Arteaga

Tesis: "FUNCIÓN DE RÍOS TRIBUTARIOS EN LA DINAMICA DE LA VEGETACIÓN, EN SELVA BAJA DE MORELOS"

Alumno que la presenta a revisión: **MARIA ALEJANDRA DE LEON IBARRA**

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es **APROBADO**

ATENTAMENTE


DR. NESTOR ALBERTO MARIANO BONIGO



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS

DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

Cuernavaca, Morelos a 03-12-19

COMITÉ DE REVISION DE TESIS

Dr. Valentino Sorani Dalbon (Tutor)
Dra. Elisabet Verónica Wehncke Rodríguez (Co Tutor)
Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez
Dra. María Antonieta Gómez Balandra
Dra. Úrsula Oswald Spring
Dr. Néstor Alberto Mariano Bonigo
Dra. María Luisa Alquicira Arteaga

Tesis: "FUNCIÓN DE RÍOS TRIBUTARIOS EN LA DINAMICA DE LA VEGETACIÓN, EN SELVA BAJA DE MORELOS"


Alumno que la presenta a revisión: **MARIA ALEJANDRA DE LEON IBARRA**

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es **APROBADO**

ATENTAMENTE


DRA. MARIA LUISA ALQUICIRA ARTEAGA